

# DIE NATÜRLICHEN PFLANZENFAMILIEN

NEBST IHREN GATTUNGEN  
UND WICHTIGEREN ARTEN INSbesondere  
DEN NUTZPFLANZEN

UNTER MITWIRKUNG ZAHLREICHER HERVORRAGENDER FACHGELEHRTEIN  
BEGRÜNDET VON

A. ENGLER UND K. PRANTL

ZWEITE STARK VERMehrTE UND VERBESSERTE AUFLAGE  
HERAUSGEGEBEN VON

A. ENGLER

\*

13. BAND

Gymnospermae  
redigiert von R. Pilger

Gothan, Cycadofilices; R. Pilger, Cycadales; R. Kräusel, Fossile Cycadaceae, Bennetiales; R. Pilger, Ginkgoales; R. Kräusel, Fossile Ginkgoaceae, Cordaitales; R. Pilger, Coniferae; A. Engler, Geographische Verbreitung der Coniferae; R. Kräusel, Fossile Coniferae; Fr. Markgraf, Gnetales.

Mit 240 Figuren und 2 Vegetationsbildern im Text,  
sowie dem Register zum 13. Bande



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1926

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung, vorbehalten.

Copyright 1926 by Wilhelm Engelmann, Leipzig.

# Inhalt.

## Embryophyta siphonogama.

### Unterabteilung Gymnospermae.

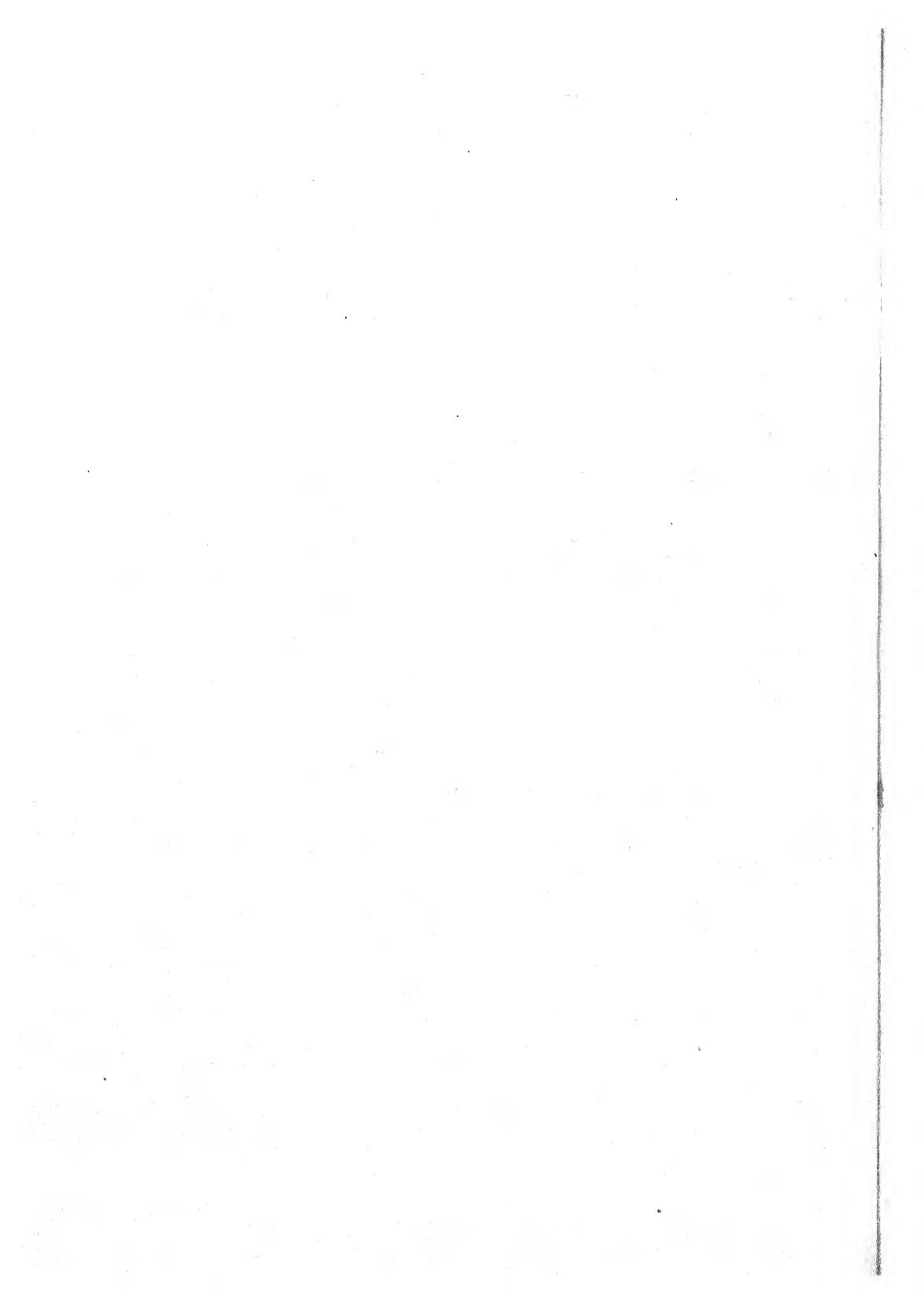
1. Klasse Cycadofilices von W. Gothan. Mit 47 Figuren. . . . .	5
A. Gruppen, bei denen die vegetativen Organe, deren Anatomie, Belaubung und Fruktifikationen (wenigstens teilweise) bekannt sind . . . . .	8
Lyginodendraceae. Mit 9 Figuren . . . . .	8
Medullosaceae. Mit 6 Figuren . . . . .	14
B. Stämme, deren Anatomie bekannt ist, deren Belaubung und Fruktifikation aber nicht	19
Steloxylaceae . . . . .	19
Cladoxylaceae. Mit 1 Figur . . . . .	19
Cycadoxylaceae. Mit 1 Figur . . . . .	19
Rhetinangiaceae . . . . .	20
Megaloxylaceae . . . . .	20
Calamopityaceae. Mit 1 Figur . . . . .	20
Stenomyelaceae . . . . .	22
Protopityaceae. Mit 1 Figur . . . . .	22
C. Belaubung der Cycadofilices und damit in Zusammenhang gefundene Fruktifikationen . . . . .	22
Archaeopterides. Mit 3 Figuren . . . . .	23
Sphenopterides. Mit 6 Figuren . . . . .	24
Pecopterides . . . . .	26
Alethopterides. Mit 2 Figuren . . . . .	27
Callipterides. Mit 3 Figuren . . . . .	28
Odontopterides . . . . .	29
Neuropterides. Mit 3 Figuren . . . . .	29
Taeniopterides. Mit 1 Figur . . . . .	30
Glossopterides. Mit 2 Figuren . . . . .	30
Megalopterides . . . . .	32
D. Fossile Gymnospermensamen des Karbon und Perm. Mit 4 Figuren . . . . .	32
E. Formen zweifelhafter Verwandtschaft. Mit 2 Figuren . . . . .	38
F. Organe mit Mikrosporangien, die zu den Pteridospermen gehören oder gerechnet werden	40
G. Anhang. Pflanzen von Farncharakter, meistens mesozoischen Alters, die allermeist zu irgendwelchen Gymnospermengruppen, zum Teil wohl besonderen Familien gehören dürfen, nach den bisherigen Kenntnissen jedenfalls keine Farne sind. Mit 3 Figuren	41
2. Klasse Cycadales.	
Cycadaceae von R. Pilger. Mit 35 Figuren . . . . .	44
Fossile Cycadaceae und Verwandte von R. Kräusel . . . . .	82
3. Klasse Bennettitales.	
Bennettitaceae von R. Kräusel. Mit 13 Figuren . . . . .	87
Nilssoniacae von R. Kräusel . . . . .	97
Caytoniaceae von R. Kräusel . . . . .	98
4. Klasse Ginkgoales.	
Ginkgoaceae von R. Pilger. Mit 9 Figuren . . . . .	98
Fossile Ginkgoaceae und Verwandte von R. Kräusel . . . . .	109

<b>5. Klasse Cordaitales.</b>	
Cordaitaceae von R. Kräusel. Mit 4 Figuren . . . . .	112
Pityaceae von R. Kräusel . . . . .	120
<b>6. Klasse Coniferae</b> . . . . .	121
Phylogenie und Systematik der Coniferae von R. Pilger. Mit 2 Figuren . . . . .	122
Geographische Verbreitung der Coniferae von A. Engler . . . . .	166
Taxaceae von R. Pilger. Mit 3 Figuren . . . . .	199
Podocarpaceae von R. Pilger. Mit 21 Figuren . . . . .	211
Araucariaceae von R. Pilger. Mit 7 Figuren . . . . .	249
Cephalotaxaceae von R. Pilger. Mit 2 Figuren . . . . .	267
Pinaceae von R. Pilger. Mit 34 Figuren . . . . .	271
Taxodiaceae von R. Pilger. Mit 11 Figuren . . . . .	342
Cupressaceae von R. Pilger. Mit 26 Figuren . . . . .	361
Anhang. Ausgestorbene Coniferen unsicherer Stellung von R. Kräusel . . . . .	403
Fossile Coniferenhölzer von R. Kräusel . . . . .	406
<b>7. Klasse Gnetales.</b>	
Ephedraceae von Fr. Markgraf. Mit 8 Figuren . . . . .	409
Welwitschiaceae von Fr. Markgraf. Mit 6 Figuren . . . . .	419
Gnetaceae von Fr. Markgraf. Mit 6 Figuren . . . . .	429
Register . . . . .	443
Verzeichnis der Nutzpflanzen und der Vulgäronamen . . . . .	446

## **Abteilung EMBRYOPHYTA SIPHONOGAMA. (Siphonogamen, Phanerogamen, Endoprothalliaten, Anthophyten, Blütenpflanzen, Samenpflanzen, Spermophyten.)**

Kormophytische Gewächse mit in den Blütenorganen verdecktem Generationswechsel. Die proembryonale Generation (Gametophyt) ist wie bei den heterosporen Asiphonogamen eingeschlechtlich und haploid (mit einfacher Zahl der Chromosomen versehen). Die ♂ haploide Generation entwickelt sich in den Mikrosporen oder »Pollenkörnern«; sie besteht aus einer zum Pollenschlauch auswachsenden vegetativen Zelle und noch einer oder wenigen kleineren Zellen; die eine von diesen entspricht der Antheridiummutterzelle der Pteridophyten und teilt sich in zwei generative Zellen, welche bei einigen auf der untersten Stufe stehenden Gymnospermen sich in Spermatozoiden umbilden, bei allen übrigen als cilienlose Spermenzellen oder als Spermakerne fungieren, welche in dem Pollenschlauch zum ♀ Befruchtungsapparat vordringen. Die weibliche haploide Generation entwickelt sich in der Megaspore, hier Embryosack genannt, und enthält einige Archegonien oder nur ein einziges auf zwei Synergiden und eine Eizelle reduziertes. Der Embryosack ist der wesentlichste Teil der Samenanlage; bei wenigen Angiospermen ist die letztere auf ihn reduziert. Der aus der befruchteten Eizelle hervorgehende Embryo (jünger Sporophyt) kommt in der Megaspore zur Entwicklung, während diese noch von dem Megasporangium (dem Nucellus der Samenanlage) eingeschlossen ist und, in den meisten Fällen, während das Megasporangium noch mit der embryonalen (= diploiden) Generation in Verbindung steht. Mancherlei Modifikationen dieser Verhältnisse kommen bei den Angiospermen (s. d.) vor. Außer bei den Klassen *Cycadales*, *Ginkgoales* und *Gnetales* löst sich erst nach vollständiger Ausbildung des Embryo das Megasporangium oder der den Embryo umgebende Gewebekörper (nun Samen genannt) von der älteren embryonalen Generation los. Mit der Keimung des Samens geht die durch die Samenruhe unterbrochene Entwicklung der neuen embryonalen Generation (Sporophyt) weiter, deren Zellen doppelt so viel Chromosomen enthalten wie die Zellen des Gametophyten, bis mit der Entwicklung der ♂ und ♀ Sporenmutterzellen wieder die Reduktion der Chromosomen auf die ursprüngliche Zahl erfolgt.

(A. Engler.)



# I. Unterabteilung: GYMNOSPERMAE.

Lindley, Introd. Nat. Syst. Botany (1830) 245, Nat. Syst. Ed. II. (1836) 310; Engler, Syllab. Vorles. (1892) 59. — *Phanérogames Gymnospermes* Brongn., Prodr. Hist. Végét. Foss. (1828) V et 88.

Samenanlagen unmittelbar dem Pollen bei der Bestäubung zugänglich, an offenen Carp. oder terminal, Narben fehlen. ♀ Prothallium vielzellig, vor der Befruchtung den Embryosack (= Megaspore) ausfüllend, Archegonien meist typisch entwickelt. ♂ Prothallium wenigzellig oder 0. Blüten (mit Ausnahme der fossilen *Bennettitaceae*) eingeschlechtlich, meist ohne Blütenhülle; Mikrosporangien auf der Unterseite der Sporophylle oder an schildförmigen Sporophyllen oder terminal. Bestäubung allermeist durch Wind. Nur Holzpflanzen.

## Übersicht über die Klassen.

I. **Cycadofiices** (*Pteridospermeae*) Potonié, Lehrb. Pflanzenpaläont. (1897—99) 160; E. P. 1. Aufl. I. 4 (1902) 780. — Pflanzen von farnartiger Tracht, was die Belaubung anlangt, Stamm mit zentripetal und zentrifugal entwickeltem Xylem; an letzteres schließt sich ein sekundärer Holzkörper von coniferoider Struktur, meist mit Hoftüpfeltracheiden von araucarioidem Charakter, selten mit mehr treppenartig verdickten Zellen. Blattstiele (anatomisch) farnartig (oder cycadoid). Bei einer Anzahl sind Samen in Zusammenhang mit den vegetativen Organen bekannt; das Vorhandensein solcher bei den nur vegetativ bekannten Formen ist anzunehmen. Die Samen sind äußerlich sehr verschieden, haben aber alle eine Pollenkammer, wie auch die der *Cordaitales* sowie *Ginkgo* und *Cycadeen*. (Das Vorhandensein von beweglichen Spermatozoiden ist anzunehmen.) Ein Embryo ist noch nicht gefunden worden; der Grund hiervon ist unklar. Die Samen staken z. T. in Kupulen; z. T. hatten sie einen fleischigen Außenteil (Sarkotesta); es erhielt sich dann meist nur der Kern, der eine feste Sklerotesta zeigt; bei andern Samen fehlt eine Sarkotesta. Die ♂ Organe sind nicht mit Sicherheit bekannt; für einige werden Mikrosporangien von Farncharakter angegeben sowie solche eigenen Charakters. —

Ausgestorbene Gymnospermen. Die Gruppe kommt von Kium bis Perm vor; frühere (oberdevonische) Vorkommen sind unverbürgt; spätere (Kupferschiefer) nur spärlich (außer vielleicht in der Gondwana-Flora). In Deutschland im Mesozoikum jedenfalls nicht vertreten.

II. **Cycadales** Engler, Syllab. Vorles. (1892) 60. — Blüten nackt, meist zapfenförmig, terminal oder seitlich. ♂ Blüten mit zahlreichen Stam., die an der Unterseite zahlreiche Sporangien tragen. ♀ Blüten mit zahlreichen schuppenförmigen, schildförmigen oder fiedrig eingeschnittenen Carp. mit meist 2 (bei *Cycas* bis 8) gradläufigen Samenanlagen mit einem Integument; Samenschale mit harter Mittelschicht; Nährgewebe reichlich; Kotyledonen 2. — Holzgewächse mit unterirdischem oder oberirdischem, meist unverzweigtem Stamm mit großem Markkörper; Laubblätter groß, meist einfach, selten doppelt gefiedert.

Familie: *Cycadaceae*.

III. **Bennettitales** Engler, Syllab. Vorles. (1892) 61. — Stamm zylindrisch oder knollenförmig, zuweilen gabelig verzweigt, oft mit einem Panzer von Blattfüßen bedeckt, mit

sekundärem Dickenwachstum; Blüten endständig oder stammbürtig zwischen den Blattfüßen, zwittrig oder diklinisch, z. T. vielleicht auch diözisch, ihr Bau im einzelnen recht verschieden. Eine glockenförmige oder aus spiraligen Hüllblättern bestehende Blütenhülle meist vorhanden, Stam. damit verwachsen oder gefiedert, Samenanlage endständig, mit dikotylem Embryo und einem Integument, zwischen den Fruchtblättern sterile »Interseminalschuppen«, die zu einem nur die Mikropylarröhren frei lassenden Panzer, einer Art Fruchthülle verwachsen. — Ausgestorbene Gymnospermen nur vom Keuper bis zur Unteren Kreide bekannt, mit seltenen Nachläufern noch in der Jüngeren Kreide.

Familie: *Bennettitaceae*.

IV. **Ginkgoales** Engler, in E. P. 1. Aufl., Nachtr. (1897) 341. — ♂ Blüten einzeln axillär, locker, Stam. mit 2 Sporangien und kurzer Endschuppe. ♀ Blüten einzeln axillär, mit langem, dünnem Stiel; Carp. 2, rudimentär, den unteren Teil der Samenanlage manschettenförmig umgebend, mit je einer Samenanlage; Samenanlage gerade, mit einem Integument. Same groß, rundlich, Kotyledonen 2. — Verzweigte Bäume, mit Lang- und Kurzzweigen, Blätter keilförmig oder fächerförmig.

Familie: *Ginkgoaceae*.

V. **Cordaitales** Engler, Syllab. Vorles. (1892) 60. — (Meist) Bäume mit araucarioider Holzstruktur; Blätter und zum Teil auch das Primärholz der Achse mit zentripetalen Xylem; Blätter meist groß, paralleladrig oder lanzettlich, vielleicht auch nadelförmig. Blüten diklinisch, zu ♀ und ♂ ährenartigen Blütenständen mit Hochblättern vereinigt; Stam. mit mehreren Sporangien, Pollenkörner vielzellig; Samenanlage orthotrop, das Integument eine Mikropylarröhre und eine Pollenkammer freilassend. — Ausgestorbene Gymnospermen, sicher nur vom Kulm bis Rotliegenden nachgewiesen, Hauptentwicklung im Karbon.

Familie: *Cordaitaceae*.

VI. **Coniferae** [L. Philos. Bot. (1751) 28] Jussieu, Gen. Plant (1789) LXX et 411 (als Ordo); Bentham in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. III (1880) 420 (als Ordo); Engl. Syllab. Vorles. (1892) 61. — Blüten monözisch oder diözisch. ♂ Blüten terminal oder einzeln axillär, dann oft am Grunde mit Schuppenhülle; Stam. flach oder schildförmig, häufig mit 2, aber auch mit mehreren oder bis gegen 20 (*Araucaria*) Sporangien; Pollenkörner mit oder ohne Flugblasen. ♀ Blüten zapfenförmig mit zahlreichen Carp. oder bis auf wenige oder ein Carp. reduziert, selten Carp. 0 und die Samenanlagen terminal (*Taxaceae*); Carp. einfach oder mit Auswüchsen (Ligularschuppe oder Epimatium oder Schuppenwulst oder Fruchtschuppe), diese vom Carp. wenig gescheiden oder stärker getrennt und selbstständig und dann die Samenanlagen tragend; Samenanlage 1 am Carp. (*Araucariaceae*, *Podocarpaceae*) oder 2 (*Pinaceae*) oder zwei bis mehrere (*Taxodiaceae*, *Cupressaceae*), aufrecht oder umgewendet, mit einem Integument. Samen verschieden, geflügelt oder ungeflügelt; Kotyledonen 2—15. — Reichverzweigte Bäume oder Sträucher, mit meist schmalen Blättern (Nadeln) oder Schuppenblättern. Mark klein, Holzkörper stark entwickelt, Sekundärholz ohne Gefäße.

Familien: *Taxaceae*, *Podocarpaceae*, *Araucariaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*.

VII. **Gnetales** Engler, in E. P. 1. Aufl. II. 1 (1887) 2. — Blüten sehr verschieden, durch Reduktion diklinisch, meist diözisch. ♂ Blüten mit mindestens zwei verwachsenen, medianen Hüllblättern, mit mehreren ein- bis dreifächrigen, gestielten Synangien, oft mit rückgebildeten ♀ Organen. ♀ Blüten mit einer oder zwei Hüllen, darin eine aufrechte Samenanlage, die in einem röhrenförmig ausgezogenen Integument steckt. Embryo mit 2 Kotyledonen. — Holzgewächse ohne Harzgänge, mit echten Gefäßen im sekundären Holz; Blätter gegenständig, aber sehr verschieden ausgebildet. Verzweigung in der Blütenregion dichasial. Blütenstände zapfenartig, aus dekussierten Deckblattpaaren aufgebaut.

Familien: *Ephedraceae*, *Weltwitschiaceae*, *Gnetaceae*.

Über Phylogenie und Verwandtschaftsverhältnisse der Klassen vergleiche den einleitenden Abschnitt bei den *Coniferae*.

# 1. Klasse: Cycadofilices

von

## W. Gothan.

Mit 47 Figuren.

**Geschichtliches.** Die Geschichte der Kenntnis dieser Gruppe fossiler Pflanzen reicht weiter zurück, als man im allgemeinen liest. Schon der österreichische Paläobotaniker Stur hat in seinen großen Farnflore der Steinkohlenformation (1885) ausdrücklich gewisse Gruppen der »Karbonfarne« von seinen Betrachtungen ausgeschlossen, nämlich insbesondere die Alethopteriden, Neuropteriden und ähnliche, mit der durchaus richtigen Begründung, daß man trotz der teilweise außerordentlich großen Häufigkeit einer ganzen Reihe dahin gehöriger Arten diese noch niemals mit den für die Farne charakteristischen und auch bei fossilen Farnen wohlbekannten Sori oder Sporangienhäufchen gefunden habe. Die spätere Forschung hat Stur nicht nur Recht gegeben, sondern es hat sich sogar gezeigt, daß eine große Menge von den Objekten, die er glaubte mit Sicherheit zu den Farnen rechnen zu dürfen, ebenfalls zu den davon auszuschließenden Formen und zwar zu der vorliegenden Gruppe der *Cycadofilices* usw. gehört. In der Folge sprachen sich für gewisse Formen Renault und Sterzel dahin aus, daß gewisse *Alethopteris*-, *Neuropteris*- usw. Arten zu den Medullosen gehört haben dürften, einer Pflanzengruppe, die zu den *Cycadofilices* gehört und vermöge der gymnospermenhaften Charaktere nicht als Farne angesprochen werden könnte. Durch die zahlreichen Untersuchungen strukturzeigender fossiler Pflanzenreste, wie sie namentlich durch Williamson, Renault, Scott, Sterzel und andere ausgeführt worden waren, hatte sich weiter gezeigt, daß es unter den Fossilien namentlich des Karbons eine ganze Reihe gibt, die im Stämme Gymnospermencharaktere (besonders sekundäres Dickenwachstum), in den Blattstielen dagegen farnartige Beschaffenheit zeigt. Man konnte diese weder bei Gymnospermen noch bei den Farnen unterbringen, und H. Potonié zog daher die Konsequenz, indem er sie in eine besondere Gruppe stellte, deren Name das Vorhandensein von Eigenschaften der beiden in Frage kommenden Pflanzenreihen andeutet: *Cycadofilices*, wobei unter den Gymnospermen speziell auf die Cycadeen exemplifiziert wurde, weil nach der damaligen Auffassung besonders der Medullosenstamm im Dickenwachstum als Cycas-ähnlich angesehen wurde. In ein neues Stadium trat die Frage, als es im Jahre 1904 den Engländern Oliver und Scott durch mühevolle Untersuchungen an strukturzeigendem Material aus englischen Dolomitknollen gelang, die Zugehörigkeit von Samen zu Stamm- und Stengelorganen nachzuweisen, die zu der Gruppe der *Cycadofilices* gehören; auch die Belaubung ist bei dieser sehr vollständig bekannten fossilen Pflanze bekannt. Bei einigen anderen »Karbonfarne« wurden später ebenfalls im Zusammenhang mit dem Laub Samen gefunden, und man erkannte, daß man einer neuen Pflanzengruppe auf die Spur gekommen war, bei der die Charaktere der vegetativen Organe z. T. durchaus farnartig waren, die aber zu den samentragenden Gewächsen (Gymnospermen) gehörten. Die Engländer wendeten daher für diese den Namen: *Pteridospermeae* (Farnsamige) an. Die Entdeckung der Samen war im Grunde eine Bestätigung der Ideen mehrerer früherer Forscher und auch eine Krönung der Gedankenlinie H. Potoniés, der allerdings merkwürdigerweise sich gegen die Anerkennung der Samen gesträubt hat. Man bezieht jetzt in diese Gruppe ein: 1. solche fossilen Pflanzenreste, die auf Grund der Anatomie zu den *Cycadofilices* im alten Sinne gerechnet wurden bzw. gerechnet werden müssen, 2. solche, die mit den Samen bekannt sind, und kann 3. auch noch zahlreiche nur in Abdrücken\*) bekannte Blätter von Farnlaubcharakter dahin bringen, bei denen man auf Grund bestimmter Merkmale die Zugehörigkeit zu den Farnen ablehnen muß, wie es schon früher Stur getan hat. Es besteht allerdings eine gewisse Schwierigkeit, die »Farnlaubrester« (Pteridophylen Nathorst)

\*) Es muß hier daran erinnert werden, daß bei den fossilen Pflanzen zwei vollständig verschiedene Erhaltungsformen zu unterscheiden sind, einmal die sogenannten »Abdrücke«, das heißt die kohlig erhaltenen Pflanzenfossilien (wobei allerdings die Kohle später verschwunden sein kann), und andererseits die »strukturzeigenden« Pflanzenreste, bei denen der Pflanzenkörper nach entsprechender Präparation durch Dünnschliffe noch auf seine anatomische Struktur untersucht werden kann (echte Versteinerung, Intuskrustation; Petrifications der Engländer). Im letzten Falle ist das Versteinerungsmittel aus einer Minerallösung ausgefällt und hat den Pflanzenkörper Zelle für Zelle ersetzt und durchdrungen, wobei ein Teil der Zellensubstanz in Form von dunkelfärbender »Kohle« erhalten geblieben sein kann. Während im letzteren Falle das Studium der Anatomie keine Schwierigkeiten macht, die äußere Beschaffenheit der betreffenden Pflanze aber oft nur schwierig zu erkennen ist, ist das Äußere im anderen Falle von selbst gegeben, dafür aber die Untersuchung der Anatomie sehr erschwert oder unmöglich. Doch kann man bei diesem nach Vornahme besonderer Präparation (Mazerationsmethode) noch die Epidermen der Stengel, Blätter usw., sowie bei Blütenorganen Sporen, Pollen, sowie überhaupt besonders widerstandsfähige Zellarten isolieren. Die echten Versteinerungen zeigen als Versteinerungsmaterial am häufigsten Kiesel-säure, kohlensauren Kalk, Dolomit ( $\text{CaCO}_3 + \text{MgCO}_3$ ) oder Phosphorit.

sauber in wirkliche Farne und Pteridospermenblätter zu trennen — sie wurden bisher meist als »Pteridophylen« zusammen behandelt —, doch soll es hier versucht werden, wobei bei solchen Formen, bei denen Zweifel angebracht sind, dies bemerkt werden wird. Seward hat sich dafür ausgesprochen, die beiden Namen (*Cycadofilices* und *Pteridospermeae*) mit besonderer Bedeutung festzuhalten, indem er als Pteridospermen nur diejenigen bezeichnet, die mit Fruktifikationsorganen (Samen) bekannt sind, und als *Cycadofilices* im Sinne H. Potonié diejenigen, die nur auf Grund der anatomischen Verhältnisse der Vegetationsorgane zu der Gruppe gestellt werden. Wir möchten dagegen mit Scott und anderen betonen, daß eine Grenzziehung hier außerordentlich schwierig und ± Geschmacksache ist und dafür halten, daß auch bei den »*Cycadofilices*« wohl ohne Reserve Samen als Fruktifikationen angenommen werden müssen; wir brauchen daher die Namen *Cycadofilices* und *Pteridospermeae* gleichsinnig. Die große Mannigfaltigkeit und Häufigkeit der Samentypen in der Steinkohlenflora findet allein durch die Erkennung der systematischen Stellung der außerordentlich zahlreichen *Cycadofilices* eine Erklärung, da man früher als Samenträger eigentlich nur die artenarmen Cordaiten-Bäume in Anspruch nehmen konnte.

Hier ist noch zu erwähnen, daß auch unter dem »*Lepidophytas*« Pflanzen bekannt sind, die mit samenähnlichen Organen als Fruktifikationen behaftet sind: *Lepidocarpon* Scott, in Zapfen von *Lepidostrobus*-Charakter gefunden. Ob hier wirkliche Samenpflanzen vorliegen, ist noch unklar. Wir werden diese Formen im Anschluß an die *Lepidophyta* besprechen.

**Wichtigste Literatur:** (Solche über einzelne Gruppen siehe bei diesen.) Williamson und Scott: Further observ. on the organisation fossil vegetables. III. *Lyginodendron* und *Heterangium*. Phil. Transact. Roy. Soc. London 1896, sowie frühere Schriften von Williamson in dessen Werk: Organisation fossil plants etc. — Scott, Studies on fossil botany, 3. Aufl. London 1923, II, S. 1 ff. — Seward, Fossil plants, II, 1910, S. 484—580; III, 1917, S. 35—213. — Graf Solms-Laubach, Einleitung in die Paläophytologie, insbesondere Kapitel 4 und 15, 1887. — Kubart, Über die Cycadofilices *Heterangium* und *Lyginodendron* aus dem Ostrauer Kohlenbecken. Österr. bot. Zeitschr. 1914. — Oliver und Scott, *Lagenostoma Lomaxi* usw. Phil. Transact. Roy. Soc. London B, 197, 1904. (Weitere Literatur weiter hinten.)

**Merkmale.** Stämme bzw. Stengel mit Gymnospermenstruktur, d. h. mit ± starkem sekundärem Dickenwachstum im Holzteil. Dieser ist im wesentlichen nach Koniferenart mit Markstrahlen aufgebaut; die Tüpfelung der Tracheiden besteht aus Hoftüpfeln, die meist die Radialwände der Holzzellen gänzlich bedecken, die Stellung der Hoftüpfel ist »araucarioid« (wie bei den Araucarieen), d. h. diese stehen dicht gedrängt, hier immer in mehreren Reihen und die einzelnen Hoftüpfel platten sich gegenseitig zu Hexagonen ab, da sie nicht gleichhoch in nebeneinanderstehenden Reihen stehen. Die dichte Drängung der zahlreichen Hoftüpfel nähert sich oft dem Eindruck netzartiger Verdickung. Im Zentrum ein Mark vorhanden oder eine Zentral-Stele, manchmal auch solche mit »Markgewebe« dazwischen, d. h. Leitbündelelemente im Zentrum (»gemischtes Mark, mixed pith«), die mit oder ohne sekundäres Dickenwachstum sein können. Zentrifugales Xylem an der Markkrone vorhanden, wo meist das Protoxylem sitzt. Rinde verschiedenartig. Blattstiele farnartig, mit einem oder mehreren im Querschnitt verschiedenen gestalteten Leitbündeln meist mit Treppentracheiden, bei einigen Formen farnartig, bei einigen Formen mehr cycadeenartig; Xylem im Blattstiel ohne sekundären Dickenzuwachs. Beblätterung farnartig meist aus stark gegliederten Wedeln von *Sphenopteris*, *Alethopteris*- und *Neuropteris*-Charakter u. dgl. ♀ Fruktifikationen Samen einfacher Struktur mit Pollenkammer (wie bei *Ginkgo*, Cycadeen und Cordaiten). Samen einzeln, nicht in Zapfen, mit reich differenziertem Leitbündelsystem. Embryo merkwürdigerweise noch nicht erhalten gefunden. ♂ Fruktifikationen noch nicht mit Sicherheit bekannt. Die dafür ausgegebenen tragen den Charakter verschiedener Farn-Sori, doch ist der Zusammenhang mit den betreffenden Stämmen oder Blättern und Samen meist nicht sicher. Auch für die Samen ist nur in wenigen Fällen der Zusammenhang mit den anderen Teilen der Pflanze sicher nachgewiesen (*Lyginodendron*, einige *Neuropteris*-Arten und andere), indes für andere Fälle anzunehmen.

**Geologische und geographische Verbreitung.** a) Geologisches Vorkommen. Die *Cycadofilices* sind ausschließlich fossil bekannt, und kommen vom untersten Karbon (Kulm) bis zum Perm vor, sind im Rotliegenden noch häufig, im Zechstein nur noch in Residuen vorhanden. Dies gilt für die Karbon-Permflora des europäischen Typus. In den Gebieten der Gondwana- oder *Glossopteris*-Flora\*), dem Alter nach

\*) Es müssen hier einige Erläuterungen zu dem hier mehrfach gebrauchten Begriff der Gondwana- oder *Glossopteris*-Flora und der im Gegensatz dazu stehenden Karbonflora des

etwa vom obersten Karbon oder unteren Perm (Permokarbon) bis zum Ende der Trias reichend, sind ebenfalls Pteridospermen als vorhanden anzunehmen, wie sowohl Funde von vegetativen Organen mit erhaltenen Struktur (*Rhexoxylon*? und *Blechnoxylon*), als auch die Verhältnisse der in Abdrücken erhaltenen »Farnwedel« nahelegen. Auch im Oberdevon wird schon Cycadofilices-Ähnliches angegeben (Nordamerika), dicke gymnospermoide Stämme mit Sekundärholz und Zentrifugalexem (Familie *Pityaceae*), doch ist die Zugehörigkeit zu den Pteridospermen nicht sicher; die Pityeen werden von den meisten Autoren lieber zu den *Cordaitales* gerechnet, haben aber nahe Beziehungen zu den Cycadofilices. Weiterhin ist die Art der Belaubung dieser Stämme nicht bekannt, und Samen sind im Oberdevon überhaupt noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Für die zahlreichen verschiedenartigen farnähnlichen Formen aus dem Mesozoikum (*Thinnfeldia*, *Cycadopteris* usw.), von denen man nur das weiß, daß sie zu irgendwelchen Familien der Gymnospermen gehören, ist gelegentlich eine Zugehörigkeit zu den Pteridospermen behauptet worden, was aber nur unbewiesene Vermutungen und Konstruktionen sind. In der Gondwana-Flora dagegen kann man an eine Persistenz der Gruppe bis ins Mesozoikum denken, wenn nämlich die Glossopteriden, die sich ja stellenweise bis zum Rhät-Lias erhalten haben, solche darstellen. Unterstützt wird diese Auffassung durch das Vorkommen von *Blechnoxylon*, eines allerdings noch ungenügend bekannten Typus aus Australien, und vielleicht von *Rhexoxylon* aus den Karrooschichten Südafrikas, dessen Zugehörigkeit zu den Cycadofilices allerdings nicht sicher ist.

»europäischen Typus« gegeben werden. Der Name *Glossopteris*-Flora ist hergenommen von den häufigsten und charakteristischsten Angehörigen dieser Flora, der Name Gondwanaflora von einem ostindischen Gebiet, wo diese Flora besonders gut entwickelt ist. Mit Rücksicht auf den wahrscheinlich zirkumpolaren Ursprung beider Floren habe ich diese Floren auch als arkto-karbonische und antarkto-(permo)karbonische Flora bezeichnet. Während im Unterkarbon die Flora an den verschiedenen Punkten der Erde keine beträchtlichen einschneidenden Unterschiede aufweist, ist dies vom Ende des Karbons an sehr deutlich der Fall. In den Schichten des mittleren Karbons, einer unendlich langen Periode, wo sich bei uns die Hauptsteinkohlenbildung des Karbons vollzog, kennen wir aus den Gondwanagebieten keine Pflanzen, und dies ist auch der Fall in zahlreichen Gebieten Ostasiens und Sibiriens. Während man also bei uns sozusagen eine lückenlose Florenfolge vom Kulm (Unterkarbon) bis zum Perm hat, klafft in den Gebieten der *Glossopteris*-Flora zwischen der Unterkarbonflora und der erst gegen Ende des Karbons sich einstellenden Gondwanaflora eine weite Lücke. Die in den Gondwanagebieten an der Wende der Steinkohlen- und Permformation auftretende Pflanzenwelt, die ebenfalls Kohlenflöze gebildet hat (permokarbonische Flora) weicht von der gleichaltrigen des »europäischen Typus« ganz und gar ab und führt eine Anzahl von Leitformen, an denen die Gondwanaassoziation kenntlich ist, es sind dies 1. die farnähnlichen Glossopteriden (*Glossopteris* und *Gangamopteris*) mit den dazu gehörigen Wurzeln (*Vertebraria*), 2. »*Neuropteridium*« *validum*, 3. von schachtelhalmartigen *Schizoneura gondwanensis* und die *Phyllothea*-Arten, 4. die Cordaiten-ähnlichen *Noeggerathiopsis*-Arten, 5. noch andere seltener Formen, zu denen z. B. *Belemnopteris*, *Ottokaria*, *Arberia* u. a. gehören, neben denen man noch die zwar nicht überall gefundenen, meist mit Ginkgophyten in Verbindung gebrachten *Rhipidopsis*-Arten nennen kann. Diese Pflanzengemeinschaft tritt in einer ganzen Anzahl von großenteils antarktisch-zirkumpolar gelegenen Gebieten auf, wie in Südamerika (Brasilien, Uruguay, Argentinien und den Falklandsinseln), in Südafrika (vom Süden hinauf bis Madagaskar, Deutsch-Ostafrika), weiterhin (nördlich des Äquators) rein in Afghanistan, Ostindien, dann in Australien und Tasmanien. An verschiedenen Stellen treten mit ihr in Berührung Formen aus dem arktokarbonischen Gebiet, wie *Lepidodendron*, *Psaronius*, *Sphenophyllum*, gewisse *Pecopteris*-Arten usw. Dies ist z. B. der Fall in Brasilien, sehr untergeordnet oder fraglich in Südafrika und Ostindien, dagegen charakteristisch in zahlreichen Kohlenbecken des westlichen, mittleren und östlichen Sibiriens, wo *Callipteris*-Arten und andere unseren Perm-Arten nahestehende Formen mit Phylloketen, *Noeggerathiopsis* und anderen zusammen vorkommen, also bis zu gewissem Grade eine Mischung beider Floren eintritt. Die Glossopteriden selbst finden sich nicht oder nur spurenweise in diesen Gebieten, mit alleiniger Ausnahme bisher vom nördlichen Russland, wo sich *Glossopteris* ebenfalls in Mischung mit europäischen Formen findet. Hinzuzufügen ist noch, daß *Glossopteris* auch nahe dem Südpol (85° südlicher Breite) von der Scott'schen Expedition gefunden wurde. Eigenartigerweise findet sich im östlichsten Asien (Korea, China), vielleicht auch in den jetzigen südlichen Vereinigten Staaten eine besondere Florenprovinz, die zwar sich mehr dem arktokarbonischen Charakter anschließt, aber durch eine Anzahl von Eigenformen unverkennbare Selbständigkeit zeigt (*Gigantopteris*-Flora).

Außerordentlich bemerkenswert ist, daß die Gondwanaflora in ihren eigentlichen Heimatgebieten kurz vor und besonders im Gefolge der dortigen permischen Vereisung auftritt; in den Gebieten mit Mischung der beiden Floren (Sibirien) sind keine Vereisungsspuren wahrzunehmen.

## Systematischer Teil.

A. Gruppen, bei denen die vegetativen Organe, deren Anatomie, Belaubung und Fruktifikationen (wenigstens teilweise) bekannt sind.

## Lyginodendraceae\*).

Mit 8 Figuren.

**Wichtigste Literatur:** Außer den vorn S. 6 genannten Werken besonders Scott, The Heterangiums of the British Coal-Measures, in Journ. Linn. Soc. XLIV (1917) S. 59 ff. — Kidston, Microsporangia of the Pteridospermeae, in Phil. Trans. Roy. Soc. 198 (1906) S. 413.

a. **Lyginodendron** Williamson, in Phil. Transact. Roy. Soc. 1872, p. 377 ff. (non Gourlie) (*Lyginopteris* H. Pot.). Stämme mit großem parenchymatischem Markkörper, zum Teil mit sklerotischen Nestern, ohne oder nur selten mit Tracheidenresten im Mark (Fig. 1). An der Außenseite des Marks 5—9 Leitbündel mit Zentripetal-

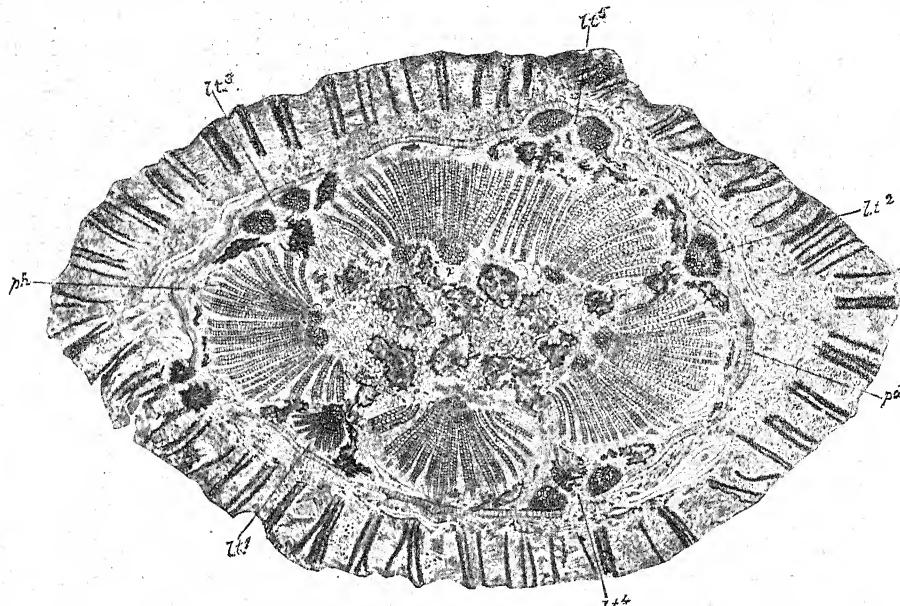


Fig. 1. *Lyginodendron oldhamium* Will. Querschliff des Stammes. Innen Mark mit sklerotischen Nestern, dann Sekundärholz; *pa* Periderm in der Innenrinde; *ph* Phloem; *lt<sup>1-5</sup>* die Blattspuren, *lt<sup>5</sup>* zum tiefsten Blatt gehörig. In der Außenrinde die Sklerenchymbänder. *4<sup>1/2</sup>* Englisches Karbon. (Nach Scott.)

Xylem, und mit vorwiegendem (Zentrifugal-)Xylem. Nach außen folgt anschließend ein Holzkörper mit an den Radialwänden arauarioid hofgetüpfelten Tracheiden ohne Zuwachszonen, mit zahlreichen breiten Markstrahlen. Es schließt sich an ein »Pericykel«, zunächst peridermartige Lagen und dann eine Mittelrinde (Parenchym) und die sehr auffallende Außenrinde, mit vertikalen, radialgestreckten, abwechselnden Parenchym- und Baststrängen. Letztere bilden ein eigenständiges Netzwerk und anastomosieren in der Vertikalrichtung, die bekannte *Dictyoxyylon*-Struktur bildend, ein äußerst wichtiges Merkmal zur Identifikation mit den in kohriger Form erhaltenen dazu gehörigen Stengeln (Fig. 2). Die Blattspuren nehmen ihren Anfang im Primärholz; sie sind »mesarch« gebaut. Von

\*.) Betreffs der Nomenklatur ist zu bemerken, daß die Engländer, nachdem sie bisher an dem alten Namen *Lyginodendron*, wie ihn Williamson gebrauchte, festgehalten hatten, neuerdings zu *Lyginopteris* H. Potonié übergegangen sind; meinen Standpunkt habe ich in dem »Lehrbuch« 2. Aufl., S. 126 auseinandergesetzt, wonach *Lyginodendron* Gourlie 1843 überhaupt keine »Gattung« darstellt und die Benutzung des Namens Williamson für die hier vorliegenden Cycadofilices beibehalten werden kann, um so mehr, als man als allgemeinen Namen für die durch »*Lyginodendron*« repräsentierte Rindenstruktur den Namen *Dictyoxyylon* benutzen kann.

ihrer Abzweigung von den Primärbündeln bis zum Austritt ins Blatt werden etwa 10 Internodien durchlaufen; die Blattstellung ist meist  $\frac{2}{3}$ . Im Holzkörper selbst, und in der inneren Rinde zeigen die Blattbündel (zentrifugales) Sekundärholz, das dann verschwindet. Die Blattspurlücke im Holz (»foliar gap«) schließt sich dann wieder. In der Rinde teilt sich das Bündel dann in zwei (Fig. 1 u. 3).

Die Blattstiele sind unter dem Namen *Rachiopteris aspera* Will. schon bekannt gewesen, bevor der Zusammenhang mit dem Stamm von Williamson bemerkt wurde. Es sind runde Stengel mit markartigem Grundgewebe, einer durch Bastbündel verstieften Außenrinde und einem im Querschnitt V- oder W-förmigen Leitbündel (Fig. 4). Das Phloem umschließt das Xylem vollständig. Die Oberfläche der Stengel ist mit zahlreichen drüsigen Schuppen oder Härchen besetzt, die als Identifikationsmerkmal mit den Abdrücken und besonders mit den samentragenden Stengeln von besonderer Bedeutung sind. Kidston hat nach den Mitteilungen von Scott (Studies, 3. Aufl., S. 57) für solche Rhachiden, die den Charakter von *Rachiopteris aspera* besitzen und daher zu *Lyginodendron* gerechnet werden, den Namen *Lyginorhachis* benutzt.

Die Wurzeln sind unter dem Namen *Kaloxylon Hookeri* Will. ebenfalls schon länger bekannt gewesen. Sie besitzen ein (sternförmiges) Sekundärholz wie die Stämme (Fig. 5). Das Laub der Gattung *Lyginodendron* ist sowohl anatomisch (aus den Dolomitknollen, coalballs) bekannt, viel häufiger aber als Abdruck gefunden worden. Es waren große, durchaus farnähnliche Wedel von dem Charakter feiner *Sphenopteris*-Arten. Zu den häufigsten Lyginodendren des Mittleren Oberkarbons gehört *L. oldhamium*, das in den Dolomitknollen sowohl Englands als Deutschlands gemein ist. Zu diesem gehören die unter dem Namen *Sphenopteris Hoeninghausi* Brongn. schon sehr lange bekannten schönen Farnwedel, deren Rhachiden sich durch kräftige Behaarung, einmalige Gabelung des Wedels (Fig. 23) auszeichnen und deren Stämme auch in kohliger Erhaltung die für *Lyginodendron* so typische *Dictyoxylon*-Rindenstruktur zeigen (Fig. 6). Auch im Unteren Oberkarbon, besonders in Oberschlesien, kommen *Lyginodendron* vor, sowie dazu gehörige, im Charakter sich vollständig an *Sphenopteris Hoeninghausi* anschließende (Näheres S. 11) Farnwedel; die Artenzahl ist hier sogar viel größer als im Mittleren Oberkarbon, was sowohl Abdrücke als strukturzeigende Reste erkennen lassen.

Die reproduktiven Organe sind bei dieser Gattung wenigstens für einige Arten be-



Fig. 2. *Lyginodendron oldhamium* Will. Tangentialer Schluß durch die Außenrinde mit den anastomosierenden Sklerenchymbändern.  $\frac{21}{2}$ . Englisches Karbon. (Nach Höriich.)

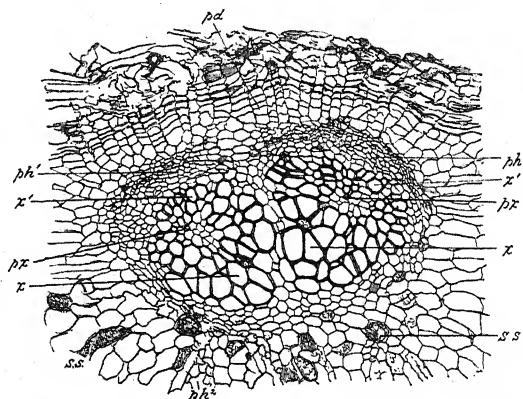


Fig. 3. *Lyginodendron oldhamium* Will. Geteiltes Blattspurbündel in der Rinde. *px* Protoxylem; *x* zentripetales, *x<sup>1</sup>* zentrifugales Xylem; *ph<sup>1</sup>* Phloem des Bündels; *ph<sup>2</sup>* Phloem des Stammes; *ss* Sekretionszellen; *pd* Periderm der Rinde. 40 mal. Englisches Karbon. (Nach Scott.)

kannt; die Samen sind die als *Lagenostoma Lomaxi* Will. (Fig. 7, a, b, c) beschriebenen Formen, deren Zugehörigkeit zu der oben genannten *Rhachiopteris aspera* von Oliver und Scott (a. a. O.) 1904 bewiesen wurde, wodurch die ganze Stellung der Cycadoflices, bzw. der Pteridospermen in das richtige Licht gerückt wurde. Die Samen sind klein, ellipsoidisch, im oberen Teil mit einer Pollenkammer, ähnlich wie die Samen von *Ginkgo*

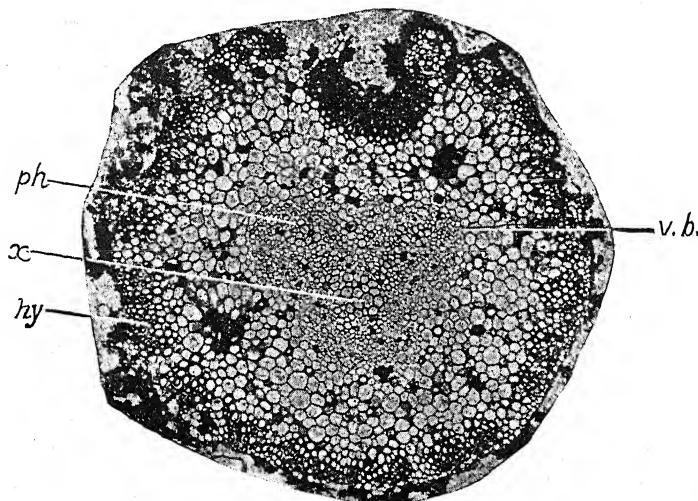


Fig. 4. *Rhachiopteris aspera* Will., Blattstiel von *Lyginodendron oldhamium* im Querschliff. *x* Xylem mit v-förmigem Querschnitt; *ph* Phloem - das Xylem vollständig umgebend; *hy* Hypoderm. Außen an der Epidermis drüsige Haare. Ca. 35 mal. Englisches Karbon. (Nach Scott.)

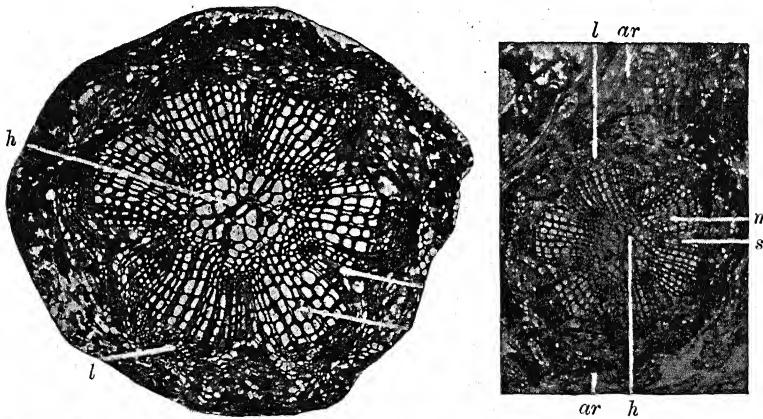


Fig. 5. *Kaloxylon Hookeri* Will., Wurzel von *Lyginodendron oldhamium*. *s* Sekundärholz; *l* Phloem; *m* Markstrahlen; *h* Protoxylem; *ar* Epidermis. Ca. 11 mal. Englisches Karbon. (Nach Hörich.)

und Cycadeen (eine Pollenkammer zeigen überhaupt alle untersuchten paläozoischen Samen). Im Innern sind nur Andeutungen des Nucellus und der Makrospore sichtbar. Der Embryo ist nicht bekannt. Die Samenschale zeigt außen eine Reihe palissadenartiger Zellen, darunter stereomatisches Gewebe. Der Same besitzt eine Cupula, aus der er sich durch eine Art Trenngewebe loslöste. Er ist orthotrop, mit sehr deutlichen Mikropyle und ist bis auf die Anheftungsstelle an der Basis frei. Das einzige Integument springt oben von den Seiten her gegen die Pollenkammer vor und ist hier in neun dickwandige Kamern geteilt, deren zartwandiges Innengewebe zerstört ist (wasserspeichernd?). Der Hohrraum der Pollenkammer, in der man öfter Pollenkörper gefunden hat, zeigt im Zentrum

eine Mittelsäule, die bis zur Mikropyle aufragt. Worauf das Fehlen des Embryos beruht, weiß man nicht; man meint, daß er erst nach dem Abfallen zur Entwicklung kam. Von *Lagenostoma* werden noch einige weitere Arten angegeben, z. T. mit Struktur erhalten (*L. ovoides* Will.), z. T. nur kohlig bekannt (*L. Sinclairi* Arber). Andere Samen sind mit dem *L*-Typus verwandt, wie *Physostoma elegans* Will., *Conostoma*, *Sphaerostoma*, *Gnetopsis* und andere (siehe über diese bei der Zusammenstellung der Samen S. 32).

Cupulen von *Lagenostomen* oder ähnlichen Samen sind auch in Abdrücken gefunden; wenigstens nimmt man an, daß die von Stur als *Calymmotheca Stangeri* beschriebenen Rhachiden mit Cupulen am Ende, die wohl sicher zur *Sphenopteris Stangeri* der Ostrauer Schichten gehören, solche vorstellen; Samen sitzen aber in den Cupulen nicht mehr drin. Die genannte Art gehört ganz sicher zur *Lyginodendron*-Gruppe, bzw. in eine Gruppe mit *Sph. Hoeninghausi*. Sowohl nach den Abdrücken als nach der Untersuchung Kubarts an den Knollen aus dem Koksfloß von Mährisch-Ostrau ist die ganze *Lyginodendron*-Gruppe in den Ostrauer Schichten besonders vielgestaltig entwickelt. Die Stämme zeigen die charakteristische *Dictyoxylon*-Struktur der Rinde, die Rhachiden die bekannte Behaarung usw. Unter diesen Arten finden sich auch solche, die einen Übergang zur Gattung *Heterangium* vermitteln, der zweiten wichtigen Gattung dieser Gruppe.

Die männlichen, die Mikrosporen enthaltenden Organe sind nicht mit Sicherheit bekannt. Von Kidston werden solche von *Crossotheca*-Typus (*Cr. Hoeninghausi*)

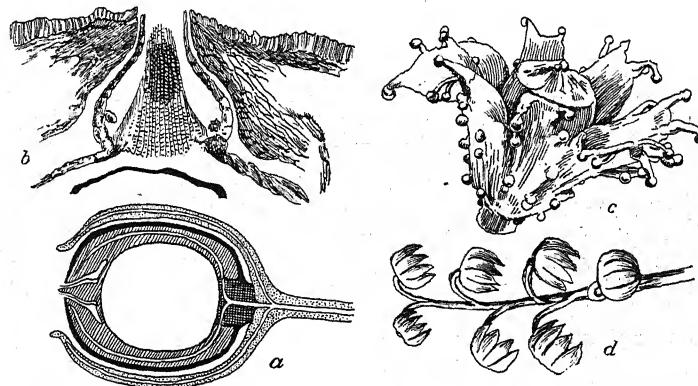


Fig. 7. Fruktifikationsorgane von *Lyginodendron oldhamium* W. a-c Same (*Lagenostoma Lomaxi* Will.) a Schematischer Längsschnitt, ca. 6 mal. b Längsschliff durch den oberen Teil des Samens mit Mikropyle und Pollenkammer (25/1). c Same mit Cupula rekonstruiert, etwas vergrößert. d *Crossotheca*, von Kidston u. a. als ♂ Organ von *Lyginodendron* betrachtet. (Nach Oliver, Scott und Kidston.)

als dazugehörig angegeben, und die Engländer scheinen an dieser Ansicht festzuhalten (Fig. 7, d). Jedoch ist die Zugehörigkeit der betreffenden *Cr.* zu der Art *Sphenopt. Hoeninghausi* m. E. zweifelhaft, und man sollte mindestens weitere Fälle dieser Richtung abwarten. Daß die *Crossotheken* Sporangien sind, ist sicher; ob sie aber Farnsporangien oder, wie die Engländer meinen, Mikrosporangien von *Pteridospermen* darstellen, ist ungewiß.

Auch mit Struktur erhaltene Mikrosporangien sind mit *Lyginodendron* in Verbindung gebracht worden: *Telangium Scotti* Benson (Ann. Bot. 18, 1904). Es sind Synangien, die ähnlich wie *Crossotheca* terminal an Verzweigungen der Rhachis sitzen, ohne Spreite. Die Synangien sitzen an einem kleinen Plättchen, so daß eine gewisse Ähnlichkeit mit

*Crossotheca* besteht, von der *Telangium Scotti* durch die Synangien u. a. verschieden ist. Die Sporen von *Tel.* sind manchen Pollen aus der Pollenkammer von *Lagenostoma ovoides* Will. ähnlich. Ein Zusammenhang mit *Lyginodendron* ist nicht erwiesen. Wie Scott (Studies II, 3. Aufl., S. 79) mitteilt, sind noch andere strukturzeigende Telangien in England gefunden, aber noch unbeschrieben, die größere Ähnlichkeit mit *Crossotheca* haben sollen. Auch in kohligem Zustand hat man Crossotheken (Carpentier) aus dem französischen Karbon angegeben, die mit *Sphenopteris*-Arten in Verbindung gebracht werden oder daran sitzen.

Man kann nach dem vorigen die Gestalt und das Innere der ganzen Pflanze rekonstruieren, die wegen der Schwäche der Stämmchen und deren z. T. beträchtlicher Länge mit den ziemlich großen Wedeln daran nicht allein aufrecht gestanden haben kann, sondern als Kletter- oder Stützpflanze vorzustellen ist. H. Potonié nimmt für sie sogar Schlingpflanzen-(Lianen-)Natur in Anspruch, jedoch hat man für diese Annahme keine sicheren Unterlagen. Über das Vorkommen ist im Text bereits gesprochen worden.

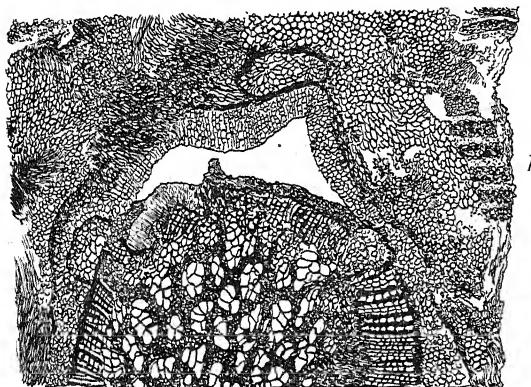


Fig. 8. *Heterangium Grievei* Will. Querschliff des Stammes ( $\frac{1}{2}$  Durchmesser) mit Zentralstele, Sekundärholz, Blattspurblüdeln und Rinde. Rechts oben die hypodermalen Baststränge (h), ca. 11 mal. Englisches Unterkarbon. (Nach Williamson.)

die Zugehörigkeit einer *Crossotheca* zu *Lyginodendron* nicht für erwiesen halten, so müssen wir uns betr. der Pteridospermennatur anderer »Karbonfarne« mit »Sori« auch skeptisch oder wenigstens abwartend verhalten. Am ehesten erscheinen uns die als  $\delta$  Organe gewisser Neuropteriden angesehenen Körper richtig gedeutet, von denen bei diesen die Rede sein wird (S. 40), die aber noch weniger Sorus-ähnlich aussehen als *Crossotheca*. Wir werden daher diese Formen zusammenhängend als Farnsori bei den Pteridophyten behandeln.

b. **Heterangium** Corda, Beitr. Fl. Vorwelt (1845) T. XVI. — Dünne Stämmchen bis ca. 1,5 cm Durchmesser mit Zentral-Stele, also ohne Mark. Das zentrale Leitbündel enthält allerdings meist neben den Tracheiden noch  $\pm$  »Markgewebe« (Fig. 8). An der Peripherie des Zentralbündels liegen die Primärleitbündel, die wie bei *Lyginodendron* zentripetales und zentrifugales Xylem mit spiralen Verdickungen enthalten; nach außen schließt sich bei den meisten Arten ein allerdings nur gering mächtiges Sekundärholz (viel geringer als bei *Lyginodendron*) an, das aus hohlgitterförmigen Tracheiden besteht. Auf den Holzteil folgt ein dünnzellwandiges Parenchym, dann die Innenrinde, der manchmal (H. *Grievei* Will.) horizontal liegende ringförmige Bastplatten, die miteinander keine Verbindung haben, eingelagert sind, außen als horizontale Querriemen sichtbar. Die Außenrinde besitzt vertikal verlaufende Baststränge mit *Dictyoxylon*-Bau wie *Lyginodendron*, nur daß die Maschenbildung hier weniger auffällig ist und die Stränge  $\pm$  einander parallel verlaufen. Die Blattstellung ist hier  $\frac{1}{3}$  und  $\frac{2}{3}$ . Die Wedelstiele werden von einem bis mehreren Leitbündeln durchzogen, von länglichem bis ellipsoidischem Querschnitt. Die

Es kann hier gleich noch kurz das Nötige über die  $\delta$  Organe der Pteridospermen überhaupt bemerkt werden. Nachdem von Kidston die Meinung aufgebracht worden ist, daß eine *Crossotheca*, welcher Typus vorher als Farnsorus galt, die Mikrosporangien von *Lyginodendron* darstelle, hat man auch für eine Anzahl anderer Farnsori angenommen, daß sie nichts anderes als  $\delta$  Organe von Pteridospermen darstellen. Es sind die unberingte Sporangien tragenden Formen, die man bisher mit Vorliebe zu den *Marattiaceae* gerechnet hatte (s. Kidston, Mem. Geol. Surv. G. Brit. Paleont. II, 4 [1923] 277). Man muß die Möglichkeit hiervon zugeben, zumal die Zugehörigkeit zu den *Marattiaceae* für viele Formen ja keineswegs sicher ist. Da wir aber nach obigem

Belaubung ist nur in einem Falle bekannt (*H. Grievei*), wo auch über die Fruktifikation etwas ausgesagt werden kann. Die Lebensweise dieser Art war sicher ähnlich wie die von *Lyginodendron*, aus denselben Gründen wie dort. Scott hat neuerdings auf Grund der Stengelstruktur diese Gruppe in zwei Untergruppen geteilt. Die eine als *Polyangium* bezeichnete hat Blattspuren, die von der Stele als zwei selbständige Bündel ausgehen, die sich beim Durchlaufen der Rinde noch weiter teilen, so daß im Blattstiel 4—8 Bündel vorhanden sind. Die andere: *Eu-Heterangium* hat in der Blattspur nur ein einfaches Leitbündel, das weiterhin ungeteilt bleibt, oder sich in zwei teilt. *Polyangium* Scott hat ca. 5—6 Arten vom Unteren Oberkarbon bis zum Rotliegenden; *Eu-Heterangium* etwa ebensoviel Arten vom Unteren Oberkarbon bis zum Mittleren. Das zu dieser Sektion gehörige *H. Grievei* bedarf noch einer besonderen Besprechung als die am vollständigsten bekannte Art der ganzen Gattung. Von ihm sind nämlich nicht nur die anatomische Struktur der Stämmchen und der Rhachiden, sondern auch die Belaubung und bis zu gewissem Grade die Fruktifikationsorgane bekannt. Über die Anatomie war schon oben das Wichtigste gesagt worden. Hier sei noch einmal auf die dieser Art besonders eigentümlichen ringförmigen Bastplatten in der Rinde hingewiesen, die es ermöglicht haben, die Pflanze in Abdrücken wieder zu erkennen: Es ist die schon seit Schlotheim (1804) bekannte *Sphenopteris adiantoides* Schlotheim (*Sph. elegans* Brongn.), deren Stengel in besonders scharfer Weise querfrieg sind (Fig. 8 a) und auf ein Haar so aussehen wie die mit Struktur gefundene, wenn deren Außenrinde erkennbar ist. Beide Pflanzen kommen in denselben Horizonten vor. Neuerdings hat Verf. an einem Stück dieser Art aus Niederschlesien noch Cupulen an-sitzend gefunden, in denen Samen gesessen haben können; die Cupulen sind von *Calymmotheca*-artigem Charakter wie bei *Lyginodendron*, was weiter für die immer betonte Verwandtschaft der Gattungen *Heterangium* und *Lyginodendron* spricht. Als



Fig. 8a. *Sphenopteris adiantoides* Schloth. (= *Sph. elegans* Brongn.). Nat. Größe. Beblätterung von *Heterangium Grievei* Will. Niederschlesien, Waldenburger Schichten (unt. Oberkarbon). (Aus Gothan, Leitfoss. 1923.)

gesessen haben können; die Cupulen sind von *Calymmotheca*-artigem Charakter wie bei *Lyginodendron*, was weiter für die immer betonte Verwandtschaft der Gattungen *Heterangium* und *Lyginodendron* spricht. Als

Samen werden hierzu die mit den Stämmen von *H. Grievei* im Pflanzenkalk von Pettycur in Schottland vorkommenden Samen *Sphaerostoma (Conostoma) ovale* Will. gerechnet (Benson, Trans. Roy. Soc. Edinburgh, LI, 1 [1914]), ein in den Grundzügen mit *Lagenostoma* übereinstimmender Typus. Die ♂ Organe sind nicht bekannt. Nimmt man das Vorkommen der strukturierten und kohligen Reste zusammen, so hat die Art eine weite Verbreitung besessen, indem sie im untersten Oberkarbon von Mitteleuropa überall vorkam (bis nach Schottland hinauf).

## Medullosaceae.

Mit 6 Figuren

**Wichtigste Literatur:** Cotta, B. v. Die Dendrolithen, Dresden, Leipzig 1832. — Goepert und Stenzel, *Medulloseae*, Paläontogr. 28, (1881). — Renauldt, Etude genre *Myelopteris*, in Mem. Ac. Sc. Paris, XXII, 10 (1875). — Solms-Laubach, *Med. Leuckarti*, in Bot. Zeitg. (1892). — Renauldt, Flore Fossile Autun und Epinac II (Paris 1896). — J. T. Sterzel und O. Weber, Beiträge z. Kenntnis d. Medulloseen, in Ber. d. Natw. Ges. Chemnitz, (1896) (mit vollständiger Literatur). — Scott, *Medullosa anglica*, in Phil. Trans. Roy. Soc. B. 191 (1899), S. 81 ff. — Scott,

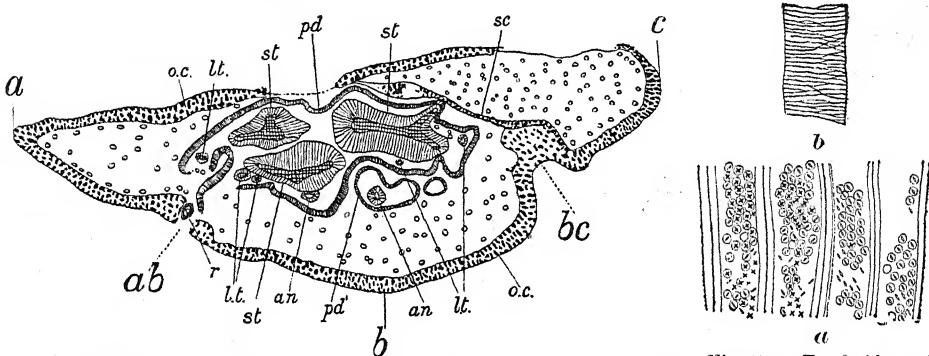


Fig. 9. *Medullosa anglica* Scott. Schema des Stammquerschnitts mit drei großen Blattbasen (a, b, c). ab, bc deutet die Stellung der beiden nächsthöheren Blattbasen an; st die drei Stelen; lt Blattspuren; an akzessorische Xylem- und Bastringe; pd Periderm, die Stelen umgebend; r Adventivwurzel; oc Hypoderm mit Baststrängen. Nat. Größ. Engl. Karbon. (Nach Scott.)

Fig. 10. a Tracheiden mit Hofftpfeln von *Medullosa stellata* Cotta. b Primärtracheid mit Spiralverdickung davon. Stark vergr. Rothliegends von Chemnitz. (Nach Weber u. Sterzel.)

*Sutcliffia* in Trans. Linn. Soc. II. Serie B. VII, 4, (1906) S. 45. — De Fraine, *Sutcliffia*, in Ann. Bot. XXVI (1912) S. 1031; *Medullosa* (ebenda XXVIII (1914) S. 251). — Rudolph, Bau der Medulloseen, in Beih. Bot. Zentralbl. XXXIX, (1922) II, S. 196. — Kidston, Fruktif. of *Neuropteris heterophylla* in Phil. Trans. Roy. Soc. B. 197 (1904). — Kidston und Jongmans, Fruktif. von *Neuropteris obliqua*, in Arch. Néerl. Sc., Serie III, B. I, (1911) S. 25. — Salisbury, On the structure and relationship of *Trigonocarpus shorensis*, in Ann. Bot., XXVIII (1914) S. 39. —

Stämme polystel; die Einzelstelen mit Sekundärzuwachs (Fig. 9), dessen Holzzellen hofftupfig verdickt sind (Fig. 10), in araucarioiden Anordnung. Blattspuren mit zahlreichen Leitbündeln in einem markartigen Grundgewebe. Außenrinde mit zahlreichen längsverlaufenden, nicht anastomosierenden hypodermalen Baststrängen, die dem Äußeren des Stammes auch in kohlinger Erhaltung eine charakteristische Längsstreifung geben. Belaubung durchaus farnartig, vom Charakter der *Neuropteris*-, *Alethopteris*-, *Lonchopteris*-, *Odontopteris*-, *Taeniopteris*- usw. Arten. Fruktifikationsorgane teilweise bekannt. Die ♀ sind Samen, die zum Teil in Zusammenhang mit dem Laube gefunden sind, vom Charakter der Trigonocarpen und anderer. ♂ Organe weniger bekannt, werden aber für einige der Neuropteriden angegeben. Das Nähere wird bei diesen mitgeteilt\*).

\* Die von Beck (Isis 1917, S. 23) als *Alethopteris Pfeilstickeri* bezeichnete eigentümliche Art des Zwickauer Karbons, die Sori haben soll, hat nach der Besichtigung des Originals in Freiberg Pusteln oder Drüsen an den Blättern, die zwischen den Adern liegen und genau denen entsprechen, die z. B. bei *Nilssonia* angegeben werden (so z. B. G. Gothan, Abh. Nürnb. Naturh. Ges. 1914, Taf. 28,3). Mit Sporangien haben sie nichts zu tun.

Die Medulloseen kommen vom mittleren Oberkarbon bis zum Rotliegenden vor. Auffällig ist ihre Seltenheit mit Struktur im Karbon, während doch die dazugehörigen Blätter usw. zu den häufigsten Fossilien gehören. Hier ist aber zu bedenken, daß sie im euro-

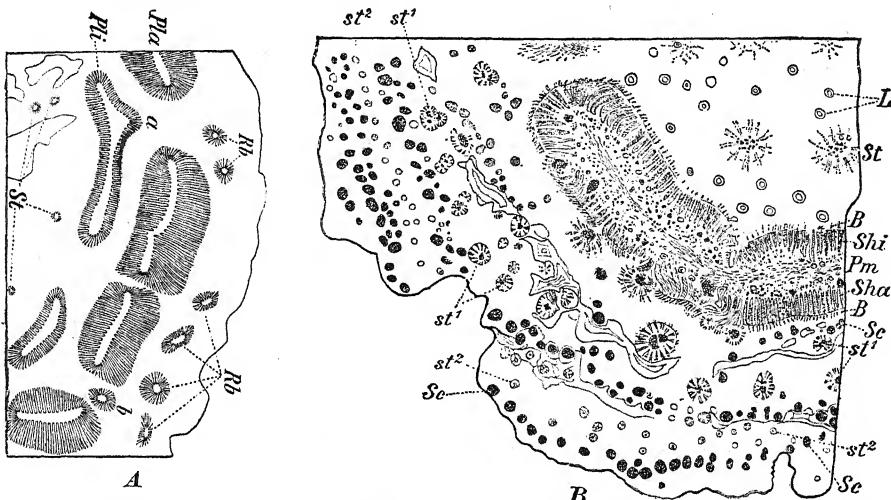


Fig. 11. A Stück eines Querschliffes von *Medullosa Solmsi* Schenk, 2 mal. b und St »Sternringe«, Pla und Pli innere und äußere »Plattenringe«. Bei a löst sich ein Sternring vom Plattenring ab. — B Stück eines Querschliffes von *Medullosa stellata* Cotta, 2 mal. l St, st<sup>1</sup>, st<sup>2</sup> Sternringe. Pm Partialmark mit Protoxylem. Shi und Sha inneres und äußeres Sekundärholz eines »Plattenringes«. B Bastzone desselben mit Skelettsträngen. Sc hypodermale Skelettstränge. L Hohlräume, mit Quarz erfüllt. Rotliegendes von Chemnitz. (Nach Weber und Sterzel.)

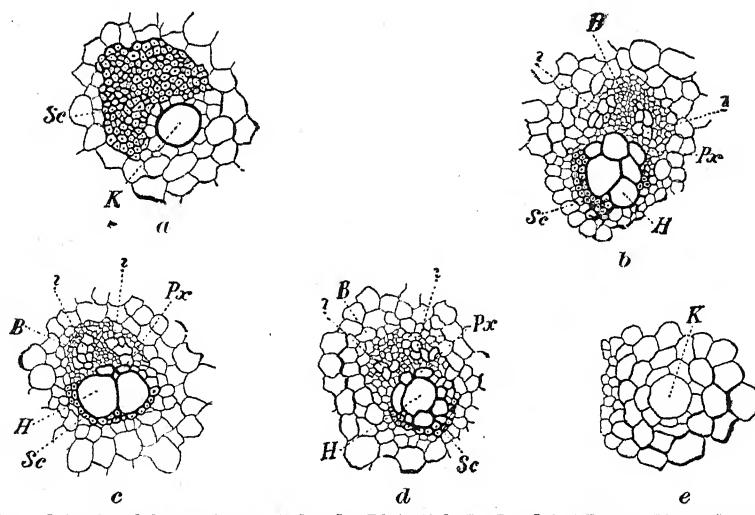


Fig. 12. b, c, d Leitbündel aus einem *Myeloxylon*-Blattstiel (*M. Landrioti* Ren.). H Tracheiden, Px Protoxylem, Sc Skeletzzellen, B Phloemteil, ? zentrifugales Xylem. a, e Sekretions-(»Gummi-«)Kanäle (K), bei a mit begleitendem Bastbündel Sc. Rotliegendes von Chemnitz. Stark vergr. (Nach Weber und Sterzel.)

päischen Karbon nicht in den Dolomitknollen aus den Flözen selber, sondern in den Knollen aus dem Hangenden der Flöze gefunden sind (roof nodules, Dachknollen). Das Verhältnis erinnert an die Seltenheit der Sigillarien in den Dolomitknollen, die doch auch zu den häufigsten kohligen Fossilien gehören, an das bisherige Fehlen der *Mariopteris*-Achsen in den Coalballs usw. Woran dies liegt, ist noch unklar.

**Medullosa** Cotta, Dendrolithen (1832), z. T. Die Gattung ist die wichtigste der Gruppe und findet sich am häufigsten unter den verkiezelten Pflanzen des Permo-Karbons, bzw. Rotliegenden, z. B. von Chemnitz, Autun in Frankreich. Im Karbon ist sie erst später entdeckt worden. Die oben gegebenen Merkmale für die Familie beziehen sich speziell auf *Medullosa* selbst, Stämme von 7—8 cm Durchmesser (mit den Blattbasen, die mit dem Stamm eine große Strecke zusammenhängen). Hier ist bezüglich der Einzelstelen nachzutragen, daß jede derselben im Zentrum Mark- und Primärxylem enthält (Fig. 11 und 13). Bei *M. anglica* Scott (a. a. O. 1899) bemerkt man drei Zentralstelen von unregelmäßig länglich elliptischem Querschnitt, die in längeren Abständen miteinander in Verbindung treten (Fig. 9). Jede Stele erinnert mit ihrem Primärxylem und Parenchym im Zentrum an *Heterangium* und besitzt eigenes Phloem. Die Blattbündel entspringen außen an den Stelen und sind im Querschnitt rund. Sie zeigen zunächst noch Sekundärholz, das beim Durchlaufen der Rinde verloren geht, wobei sich die Bündel in zahlreiche kollaterale Einzelbündel auflösen, die nur noch treppenförmige Verdickung zeigen und exarch (Protoxylem außen) gebaut sind. Um die Stele liegt ein peridermartiges Gewebe. Die Rinde des Stammes ist sonst parenchymatisch und mit zahlreichen Sekretionskanälen durchzogen, die man meist als Gummi- oder Ölgänge deutet, die aber auch Harz enthalten haben können. Von den hypodermalen Baststrängen war schon oben die Rede.

Die Blattstiele von *Medullosa anglica* waren wie bei den folgenden relativ dick und

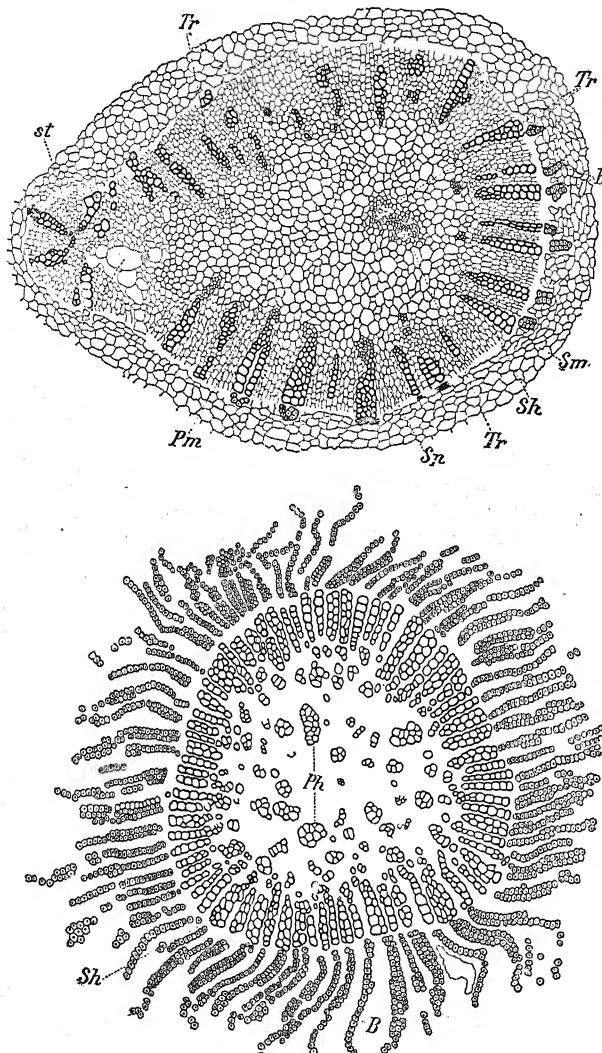


Fig. 13. Querschnitte aus dem Mark durch »Sternringe« von *Medullosa shellata* v. Cotta (oben) und *M. Leuckarti* Göpp u. Sterz. *Tr* bzw. *Pm* Protoxylem; *Sh* Sekundärholz; *B* Bast-(Skelett)-Stränge; *Sp* Markstrahlen; bei *st* (obere Figur) löst sich ein kleiner »Sternring« von dem Großen ab. Ca. 13 mal. Rotliegendes von Chemnitz. (Nach Weber u. Sterzel.)

groß (Fig. 9), an der Basis ca. 4 cm dick; die Blattstellung ist  $\frac{2}{3}$ . Sie stimmen mit denen der folgenden überein, waren sehr lang, mehrfach verzweigt und sind seit langem unter dem Namen *Myeloxylon* Brongn. (= *Myelopteris* Ren.) (*Stenzelia* Goepert) bekannt. Sie finden sich häufiger als *Medullosa* selbst, was bei der Häufigkeit der Wedel begreiflich ist. Sie bestehen aus Grundparenchym mit zahlreichen konzentrisch angeordneten kleinen Gefäßbündeln und zeigen ebenfalls Sekretionsgänge. Die Leitbündel sind kollateral mit zentri-

petalem Holzteil, abweichend von den Cycadeenblattspuren, die auch zentrifugales Holz haben (Fig. 12), doch kommt bei einigen Medullosen auch etwas zentrifugales Xylem vor (Fig. 12, b—d). Wurzeln von *M. a.* sind auch bekannt. Sie nehmen ihren Ursprung zwischen den Blattbasen in vertikalen Reihen angeordnet, zeigen triarche Struktur und Sekundärzuwachs. Unter der Oberfläche sind zahlreiche hypodermale Baststränge wie bei *Medullosa* angeordnet, die dem Äußeren eine charakteristisch längsstreifige Struktur geben, auch bei den kohlig erhaltenen Resten. Derartige »Farnspindeln« sind in kohlinger Erhaltung äußerst häufig und gehören mit *Neuropteris* usw. zusammen. Die Rindenstruktur bietet auch hier ein wertvolles Mittel, die strukturbietenden und kohlig erhaltenen Stengel zu identifizieren wie vorher bei *Lyginodendron* usw.

*Medullosa anglica* kann mit einigen anderen ebenfalls aus dem englischen Karbon stammenden Arten als der einfachste Typus der Gattung gelten. Die schon länger bekannten Formen des Rotliegenden zeigen komplizierteren Aufbau. Bei ihnen ist die Anzahl der Zentralstelen bedeutend größer (Fig. 11 b). Sie zeigen sich hier im Zentralteil (beim Quer-

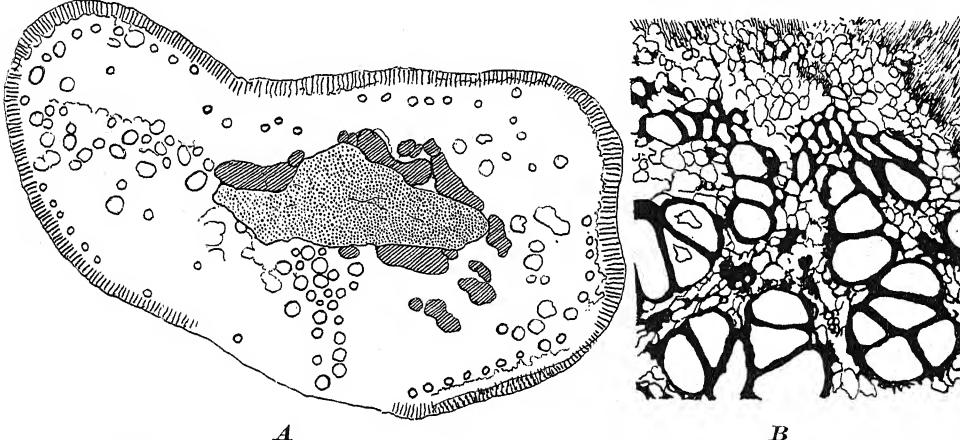


Fig. 14. *Sutcliffia insignis* Scott. A Schema des Stammquerschnitts in ca. 3/4. Punktiert: Zentralstele; schraffiert: Teil-(»Meri«)-stelen; leere Kreise: Leitbündel, ähnlich wie bei *Myeloxylon*; am Außenrand die hypodermalen Baststränge. B Struktur der Zentralstele mit Xylem und (oben) Protoxylem am äußeren Rand der Stele. Zwischen den Xylemgruppen Parenchym. ca. 30mal. Englisches Karbon.  
(Nach Scott.)

schliff) in Form von Sternen (»Sternringe«) und länglichen Platten (»Plattenringe«), und sind öfter in Teilung begriffen zu beobachten (Fig. 13 oben st). Diese »Sternringe« und »Plattenringe« haben im Prinzip die gleiche Struktur wie die Stele von *M. anglica*, haben also im Zentrum Mark mit Tracheiden, um dieses herum hof tüpfiges Sekundärholz. Bei diesen Medullosen bekommen aber außerdem die äußeren Plattenringe ein besonders stark entwickeltes zentrifugales Sekundärholz, dessen Teile vollständig zu einem großen, die Zentralstele umgebenden Sekundärholzkörper verschmelzen können. Bei solchen Holzkörpern bemerkt man noch eine Zonenbildung, indem mehrere Holzringe umeinander in Absätzen auftreten. Hierdurch gewinnen solche Medullosenquerschnitte Ähnlichkeit mit dem Querschnitt eines *Cycas*stammes, und man hat sie früher damit verglichen, wobei man in bezug auf die Zentralstele von *Medullosa* an das Vorkommen von »rudimentären« Leitbündeln im Mark von *Encephalartos* dachte. Es hat sich aber durch die Untersuchungen von Rudolph (a. a. O., 1922, Beih.) herausgestellt, daß dies irrtümlich war. Es liegt nicht ein Aussetzen der Kambiumtätigkeit bei der Bildung der abgesetzten Holzringe vor, sondern die Zonierung kommt dadurch zustande, daß zwischen den aufeinanderfolgenden Holzringen schmälere Zonen eingeschaltet sind, in denen die Tracheiden nicht vertikal, sondern horizontal in tangentialer Richtung verlaufen, eine höchst merkwürdige Struktur, die bisher nur noch an einem rätselhaften Stamm der unteren Kreide in ähnlicher Form bekannt ist: *Colymbetes Edwardsi* Stöpes. Wie Rudolph richtig hervorhebt, hat man nur eine Möglichkeit, in der heutigen Flora etwas entfernt Ähnliches zu finden, näm-

lich wiederum bei den Cycadeen in dem eigentümlichen Verlauf des rindenständigen Blattbündelsystems derselben, die nicht direkt in die Blätter hineingehen, sondern zunächst in tangentialer Richtung um den Stamm herumlaufen.

**Colpoxylon** Brtg. (s. Renault, Bass. Houill. Autun und Epinac, Flore fossile, II [1896], 299). Stämme bis etwa 15 cm dick, meist mit 2 Stelen, die in unregelmäßiger Form unduliert-geschwungenen Querschnitt zeigen; auf einen Teil der Länge vereinigen sie sich auch zu einer einzigen. Der Querschnitt erinnert bis zu gewissem Grade an *Medullosa Leuckarti* mit den unregelmäßig begrenzten Außenstelen. Sekundärholz ist vorhanden und im Innern Gruppen von Tracheiden. Die in der Rinde sichtbaren Blattspuren ähneln denen von *Medullosa* bzw. *Myeloxylon*. Die Rinde zeigt hypodermale Baststränge, die oft von Sekretgängen begleitet sind. Vorkommen: Selten, Perm von Autun.

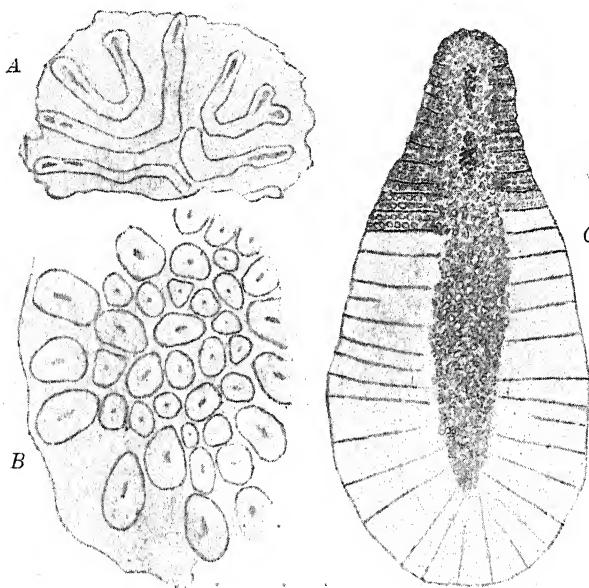


Fig. 15. A *Cladoxylon mirabile* Unger, Stammquerschliff mit V-förmigen Leitbündeln. B *Cladoxylon dubium* Unger mit kreisförmigen bis elliptischen Leitbündeln. C ein Leitbündel von B stärker vergr., oben (an dem zentrifugalen Ende) mit Protoxylem; deutliches Sekundärholz. Kuhn von Saalfeld. (Nach Solms-Laubach.)

VIII, 1913; Walton, Trans. Roy. Soc. B. 212, 1923, S. 79. Formen, die aus der Karoo-Formation Südafrikas stammen, also aus Gondwana-Gebieten, vom Permokarbon bis zum Rhät vorkommen. Der Querschnitt zeigt sich zunächst polystel; es ist ein innerer Ring von im Querschnitt rundlichen bis elliptischen Holzkörpern vorhanden, von denen die meisten aus einem mächtigen inneren Sekundärholz und einem schwächeren äußeren bestehen, die in einem Markgewebe mit Sekretionskanälen verlaufen. Um das Ganze liegt ein äußerer Holzkörper aus normalem Sekundärholz mit gewöhnlichen Hoftüpfeln meist mit Zuwachszonen. Das Sekundärholz erscheint durch markartige, radialverlaufende Gewebe in einzelne Holzteile zerlegt. Die Struktur ist nicht immer so regelmäßig wie hier geschildert. Die naheliegende und auch ursprüngliche Annahme, daß es sich um ein etwas abweichendes Glied der Medulloseen handle, ist nach den Untersuchungen von Walton aufgegeben worden, und man betrachtet diesen Stammtypus als einen solchen mit abnormem Dickenwachstum, der nach Art heutiger Lianen aufgebaut sein soll. Ein anderer, ebenfalls aus Gondwana-Gebieten stammender Holztypus (Südpol): **Antarcticoxylon** Seward wird von W. auch zum *Rhexoxylon*-Typus gerechnet.

**Sutcliffia** Scott, in Transact. Linn. Soc. VII, 4 (1906). (Fig. 14 A, B). Diese Gattung gilt für die einfachste der Medulloseen. Es ist nur ein Holzkörper von exarchem Bau vorhanden mit Sekundärholz, doch ist der Sekundärholzkörper erst später gefunden worden, während er bei dem ersten Stück fehlte. Es ist kein Mark, sondern eine Zentralstele vorhanden. Von der Zentralstele sondern sich größere »Meristelen« (Teilstelen) ab, die schließlich in die Blattbündel zerfallen, die *Myeloxylon*-Typus zeigen. Auch diese Teilstelen können Sekundärholz zeigen, das im übrigen wie bei *Medullosa* gebaut ist. Bisher nur wenige Exemplare in den Dachknollen (Roof nodules, nicht in den eigentlichen Torfdolomiten aus dem Flöz) von Shore Littleborough, England.

## Anhang.

**Rhexoxylon** Bancroft, in Transact. Linn. Soc. Botany

## B. Stämme, deren Anatomie bekannt ist, deren Belaubung und Fruktifikation aber nicht.

## Steloxylaceae.

**Steloxylon** Solms-Laubach, in Zeitschrift Bot. II (1910) 529. Stämme mit einem System von zylindrischen und bandförmigen Stelen, die unregelmäßig anastomosieren. Der Querschnitt ähnelt oberflächlich *Medullosa*, unterscheidet sich aber im ganzen sehr davon. Jeder Strang enthält ein Sekundärholz mit behöftigen Tüpfeln. Im Zentrum mögen sie »gemischtes Mark« (Parenchym mit Tracheiden) gehabt haben. Der Stamm ist mit dünnen Blattbasen bedeckt, die zwei bis mehr Blattbündel enthalten von der Art der Stammstele, die einfach in die Blätter auszweigen. Von P. Bertrand wurde fälschlich *Clepsydopsis* Unger als Blattspur dieses Typus angesehen. Die Form ist mit den Medullosen zwar entfernt verwandt, aber doch sehr selbständige. Bisher nur im Perm (?) der Kargasensteppe.

## Cladoxylaceae.

Mit 1 Figur.

**Cladoxylon** Unger (Solms-Laubach, Abh. Preuß. G. L. A. N. F. 23 u. a. a. O. 1910; P. Bertrand, Etat actuel conn. *Cladoxylon et Steloxylon*, in Ass. Franc. Av. Sci. Le Havre [1914] 446). Polystele Stämme, jede Stele mit sekundärem Dickenzuwachs, mit meist radial gestrecktem Querschnitt. Am äußeren Ende Lücke mit Protoxylem, im Innern ein Streifen mit Primärtracheiden. Das Sekundärholz mit kleinen Markstrahlen. Abweichend von den bisherigen Gruppen ist die Verdickung des Sekundärholzes treppenförmig. Jede Stele ist von Phloem umgeben. Die Einzelstelen anastomosieren miteinander in vertikaler Richtung; junge Stämme zeigen wenig oder kein Sekundärholz. Bei anderen Formen sind die Stelen rund. Die Blattstiele sind nach Bertrand als *Hierogramma* und *Syncardia* von Unger beschrieben worden. Unterkarbon von Thüringen und Schottland (Fig. 15).

**Völkelia** Solms-Laubach, a. a. O., 1910. Stämme ebenfalls polystel, die Stelen im Querschnitt oval, größer oder kleiner, großenteils aus Tracheiden bestehend, die allseitswandig treppen- bis netzförmig getüpfelt sind und keine Markstrahlen besitzen. Der zentripetale Teil der Stelen ist am stärksten entwickelt, und der äußere (zentrifugale) verschwindet allmählich ganz. Die Beblätterung wird als eine feine *Sphenopteris* vom *Rhodea*-Typus angegeben, doch ist der Zusammenhang mit den strukturzeigenden Stämmen nicht erwiesen. Vorkommen: Kulm von Niederschlesien (Gl. Falkenberg).

Die Cladoxyleen können bis zu gewissem Grade als eine Parallelreihe der Medulloseen angesehen werden, die aber mehr filicoide Charaktere besitzt durch die Treppentüpfelung der Tracheiden.

## Cycadoxylaceae.

Mit 1 Figur.

**Cycadoxylon** Renault (Literatur a. a. O. 1896, II, auch für die folgende Gattung). Die Stämme besitzen ein mächtiges Mark mit sklerotischen Nestern und darum einen Holzkörper mit auffallend dicken Markstrahlen; ob zentripetales Primärholz vorhanden ist, kann man nicht ausmachen. Im Mark sind weitere derartige Holzteile vorhanden, jedoch mit »inverser« Struktur, indem das Phloem nach innen liegt, während es bei dem äußeren Holzkörper außen liegt. Diese »inverse« Struktur der aufeinander folgenden Holzkörper ist charakteristisch für die ganze Familie. Außer im Perm von Frankreich ist ein 14 cm dicker Stamm (ohne Rinde) im englischen Karbon gefunden worden.

**Ptychoxylon** Renault. Das Aussehen dieses Stammes wird am besten durch die Abbildung 16 klar. Im Querschnitt bemerkt man eigentlich geschwungene »ineinander greifende« Holzkörper, die außen normal gebaut sind, insofern um das Holz, das an das von *Cycadoxylon* erinnert, außen Phloem gelagert ist. Die inneren Teile dieser Holzkörper und die im Mark zeigen dann wieder »inverse« Struktur. Beim Abgehen der Blattspuren weichen die »Stelen« auseinander. Zu diesem Stamm werden als Blätter Pterophylen und ein eigentliches Blütenstand: *Cycadospadix milleryensis* Renault gerechnet, doch ist die Zusammengehörigkeit reine Vermutung auf Grund des Vorkommens. Die Bezeichnung »*Cycadospadix*« ist außerdem gänzlich irreführend, da dieser Name sonst für fossile Fruchtblätter von *Cycas*-charakter gebraucht wird, womit diese Blüte gar nichts

zu tun hat, die daher von Seward als »*Strobilites*« geführt wird oder passend von Krasser mit besonderem Gattungsnamen belegt worden ist: *Autunia*. Vorkommen: Alles als Seltenheit im Perm von Autun.

### Rhetinangiaceae.

**Rhetinangium** Gordon, in Trans. Roy. Soc. Edinburgh 48, IV, (1912). Es ist nur eine Art und Gattung aus dem schottischen Unterkarbon (Pettycur) bekannt. Der Stamm ähnelt in manchem *Heterangium*, besitzt eine zentrale Stele, bestehend aus Gruppen von Tracheiden mit etwas Markgewebe dazwischen. Darum liegt eine Zone von Sekundärholz und Bast. Die Rinde zeigt ein sehr mächtiges, tief reichendes mechanisches System von Skelettsträngen unter der Oberfläche. Die spiraling stehenden Blattbasen, die man gefunden hat, sind fast so groß wie der Stamm selbst. Die Blattspuren zeigen eine Anzahl von im Querschnitt zu U-förmigen Gruppen zusammengetretenden Xylemteilen, die ziemlich dicht gelagert sind. In dieser Form geht das Bündel in den Blattstiel über; das Xylem ist hier exarch und hat kein Sekundärholz. Die Größe der Blattbasen legt die Annahme einer stark geschwollenen Blattstielbasis nahe. Der Typus ist zwar in manchem mit den Lygindendreen verwandt, ist aber durch die Art des Verhaltens der Blattspurbündel sehr abweichend.

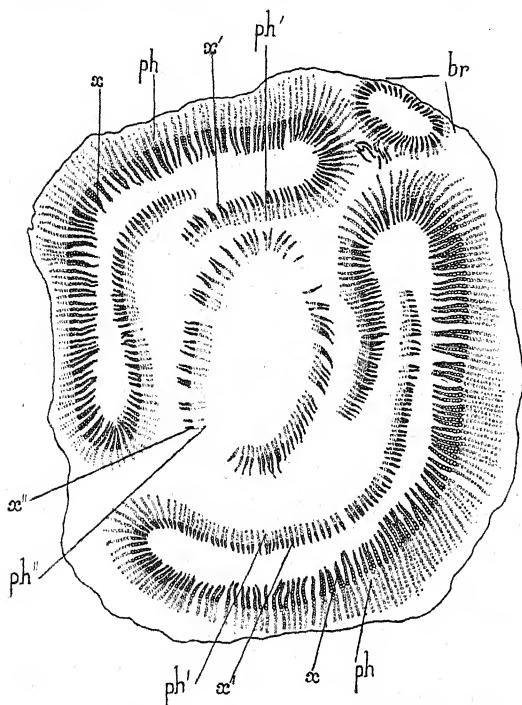


Fig. 16. *Ptychoxylon Levyi* Ren. Stammquerschliff ohne Rinde. *x* u. *ph* zentripfugales Xylem und Phloem; *x'* u. *ph'* zentripetales Xylem und Phloem; *x''* u. *ph''* innere Zone mit zentripetalem Xylem und Phloem; *br* abzweigende Blattspur. Etwas vergr. Rotliegendes von Autun. (Nach Renault aus Scott.)

ähnlich einem Cordaitenstamm mit gefächertem Mark aussieht. Die Blattspur ist dick, und nur in den Blattspuren ist Protoxylem sichtbar. Sie sind ganz von Sekundärholz umgeben. Die Rinde ist nicht bekannt. Dieser abweichende Typus ist nur in einer Art (*M. Scotti* Seward) in den »Dachknollen« von Lancashire gefunden worden.

### Calamopityaceae.

Mit 1 Figur.

**Calamopitys** Unger (Literatur s. besondere Scott, Studies Foss. Botany III, Bd. 2 [1923] und Trans. Roy. Soc. Edinburgh. LIII, III [1924]). Stämme mit Sekundärholz und Mark, mit Primärholz im Mark oder an der Markkrone (Fig. 17). Die Blattbündel nehmen ih en Ursprung bei den Primärbündeln und durchlaufen das Sekundärholz, das hofgetüpfelt ist, wie die meisten dieser Hölzer, und dann die Rinde nach außen. Die Struktur

erinnert in manchem an *Lyginodendron*. Beblätterung und Fruktifikation sind ganz unbekannt. Die einzelnen Primärstränge sind mesarch; bei einer Art sind noch einzelne Tracheiden im Markkörper (also ein gemischtes Mark) vorhanden. In dieser Beziehung besteht also auch eine Annäherung an *Heterangium*. Die Blattbündel sind zunächst einfach, teilen sich aber beim Durchlaufen des Sekundärholzes, das mit einfachen Markstrahlen durchzogen ist, in zweie. Die Blattstiele hierzu sind die *Kalymma*-arten (Fig. 17) von Unger; sie bestehen meist aus parenchymatischem Grundgewebe, in das eine Anzahl kleiner Leitbündel konzentrisch angeordnet sind, mit einer Rinde von »*Spanganum*«-Struktur, wie man den bei diesen karbonischen Farn- bzw. Pteridospermenstengeln häufigen

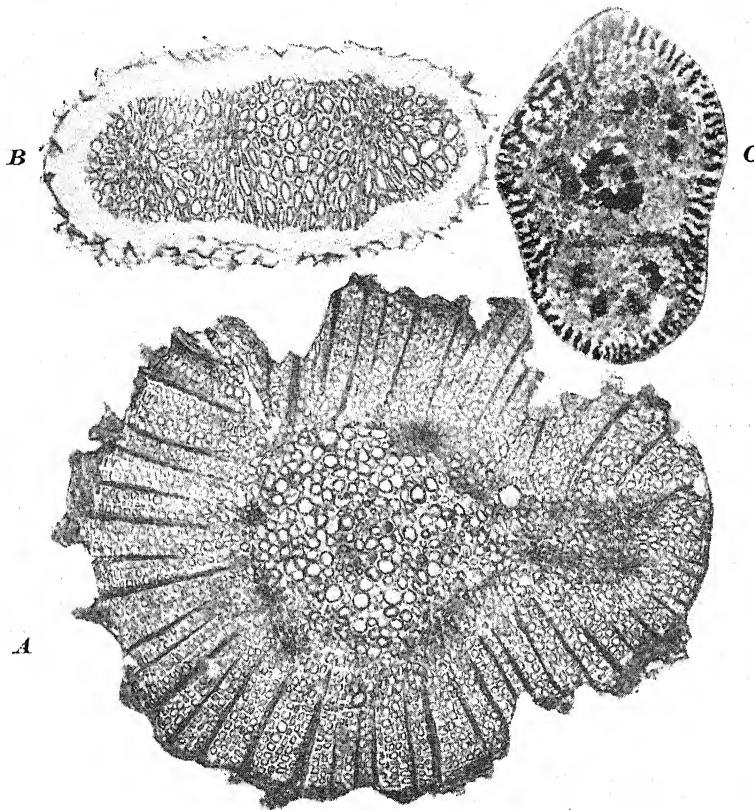


Fig. 17. *Calamopitys Saturni* Unger. A Stamminquerschliff mit Mark, Sekundärholz und Primärbündeln an der Markkrone; rechts Blattspurabgang. B Blattspurbündel aus der Rinde mit 3 Protoxylemgruppen. C Blattstielquerschliff (*Kalymma* Unger). Kulm von Saalfeld. (A und B nach Solms-Laubach.)

Rindenbau nennt (wie bei *Myeloxylon*). Durch die Blattstiele sind die Calamopit. ganz von *Lyginodendron* verschieden. In der Gruppe ist noch eine besondere Gattung oder Untergattung unterschieden worden: *Eristophyton* Zalesky, das sich nicht beträchtlich von dem allgemeinen Typus unterscheidet. Die Form kommt im Unterkarbon in Europa und in Nordamerika vor. Verwandtschaft besteht außer mit den Lyginodendren mit den Pityeen, über die bei den *Cordaitales* zu vergleichen ist.

Neuerdings hat Scott noch interessante Formen der Gruppe bekannt gemacht (a. a. O. 1924), unter denen sich noch besondere Gattungen befinden. Zunächst eine *Calamopitys radiata*, bei der sich einzelne Markstrahlen enorm verbreitern. Ferner

**Endoxylon zonatum** (Kidston) Scott; es unterscheidet sich von den vorigen besonders durch die typischen »Jahresringe« und sehr niedrigen Markstrahlen. Das Mark ist sehr groß, und die Rinde besteht aus sukzessiven Peridermzonen. Die Protoxylemstränge sind

ziemlich groß und endarch gebaut. Tracheiden und Skelettnester im Mark fehlen. Sehr eigenartig ist

**Bilignea** Kidston. Bei dieser sind nur die inneren Gewebe bekannt, die Rinde fehlt. Das Zentrum besteht aus sehr kurzen ziemlich weiten Tracheiden mit zahlreichen Hoftüpfeln. Diese Zentralstele ist umgeben von dem Primärxylen, an das sich ein Sekundärholz anschließt, konstruiert wie bei den vorigen, mit sehr niedrigen Markstrahlen. Dieser in dieser Familie ziemlich isolierte Typus stammt wahrscheinlich wie die vorigen aus dem Unterkarbon.

### Stenomyelaceae.

**Stenomyelon Tuedianum** Kidston (Kidston und Gwynne Vaughan, in Trans. Roy. Soc. Edinburgh 48, II [1912]). Hat eine dreilappige Zentralstele, bei einer Art mit sehr engem Markkörper zwischen den einzelnen Stelenteilen, die nur aus Tracheiden mit behöfteten Tüpfeln bestehen (Primärholz treppenförmig verdickt wie gewöhnlich). Von den Enden der Lappen gehen die Blattspuren aus; die Beblätterung war wahrscheinlich reich. Um die Zentralstele liegt ein Sekundärholzkörper mit meist hohen Markstrahlen. Die Rinde hat wieder *Spanganum*-Struktur, und man sieht zahlreiche Blattspuren darin. Die Blattspuren teilen sich in zwei und verlieren in der Rinde das Sekundärholz und zeigen dann nur treppenförmig verdickte Zellen. Es sind zwei Arten beschrieben worden, von denen die eine noch große Sekretzellen im Zentrum besitzt; beide kommen im Unteren Karbon vor (Schottland).

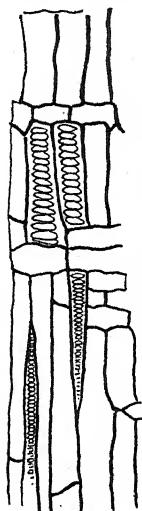


Fig. 18. *Protopitys Buchiana* Goeppert. Radialschliff mit Markstrahlen und treppenartigen Hoftüpfeln. Starkvergr. Kuhn von Glätzisch-Falkenberg. (Nach Goeppert.)

Die Blattspuren teilen sich beim Austritt in zwei; der Holzkörper geht hier auseinander und schließt sich erst wieder nach dem Durchtritt der Blattspur. Die Form ist in mehrfacher Beziehung ziemlich isoliert und wurde von Solms für eine Pteridophyten gehalten, wird aber jetzt von den Autoren zu den Cycadofilices gerechnet, wozu bei dieser Gruppe entschieden noch mehr Grund vorhanden ist als bei den vorn behandelten Cladoxyleen.

### C. Belaubung der Cycadofilices und damit in Zusammenhang gefundene Fruktifikationen.

Im Folgenden wird eine Übersicht über die Blattreste von farnartigem Habitus gegeben, die zu den Cycadofilices gehören. Eine strenge Scheidung der »Pteridophyten« nach Farnen und Cycadofilices ist schwierig; bei vielen Gruppen ist dies jedoch möglich, obwohl diese ja nur »Formgattungen«, d. h. auf Grund rein äußerlicher Merkmale der Blätter und Blättchen ausgeschiedene Einheiten sind. Viele von diesen machen aber den Eindruck natürlicher Gattungen. An Hand der gegebenen Abbildungen wird eine Orientierung leicht möglich sein. Eine Anzahl der Blattreste sind mit Samen usw. im Zusammenhang gefunden worden; diese Funde, die hier besonders interessieren, werden bei den betreffenden Gruppen mitgeteilt werden. Soweit bei diesen Zusammenhängen mit den vorn beschriebenen Stammresten mit Struktur bekannt oder anzunehmen sind, wird darauf ebenfalls hinzweisen sein.

### Protopityaceae.

Mit 1 Figur.

**Protopitys Buchiana** Goeppert (vgl. besonders Solms-Laubach, Bot. Zeitung LI [1893], 197). Mächtige Stämme mit elliptischem Mark, das von einem Primärholzring umgeben wird. Das Primärholz ist am mächtigsten an den beiden spitzen Enden der Ellipse, von wo auch die Blattspuren ausgehen. Die ganze Pflanze war daher mit zwei Zeilen von Blättern besetzt, wie bei manchen andern paläozoischen Pteridophyten, aber sonst nicht bei Pteridospermen. Das Sekundärholz ist koniferenartig, weicht jedoch durch die Art der Hoftüpfel sehr ab, die sehr selten rundlich, meist stark quergezogen sind und bei oberflächlicher Betrachtung mehr den Eindruck von leiterförmiger bis Treppenverdickung machen (Fig. 18). Die Markstrahlen sind einfach.

## Archaeopterides, »Altfarne«.

Mit 3 Figuren.

Eine sehr inhomogene »Gruppe«, in der man die fast ausnahmslos dem Oberdevon und Unterkarbon eigentümlichen Formen zusammenfaßt, deren z. T. verhältnismäßig groß-spreitige Blättchen sich durch typische Fächeraderung auszeichnen (Fehlen einer Mittelader).

**Adiantites** Goeppert, Foss. Farnkr. (1836) 216 z. T. (*Adiantides* Schimper) (Fig. 19) sind Formen mit meist zweimal gefiedertem Wedel, dessen einzelne Teile vorwiegend umgekehrt keilförmig sind. Fruktifikationen sind unbekannt bis auf einen Fall, nämlich den von D. White beschriebenen *Adiantites (Aneimites) fertilis* aus Nordamerika, bei dem kleine Samen ansitzend gefunden sind (Smiths. misc. Coll. 4, T. 3 [1904], 322). Bei den samentragenden Teilen erscheint die Spreite unterdrückt, und die kleinen Samen stehen terminal an Stielen. Die Autoren halten mit White die kleinen ca.  $\frac{1}{2}$  cm großen Samen für wirkliche Samen. Alle Arten der so gefaßten Gattung sind ganz sicher Pteridospermen; die Anatomie der vegetativen Organe ist unbekannt. Die Formen kommen verbreitet im Kulm vor, sehr selten Nachzügler im Unteren Oberkarbon.

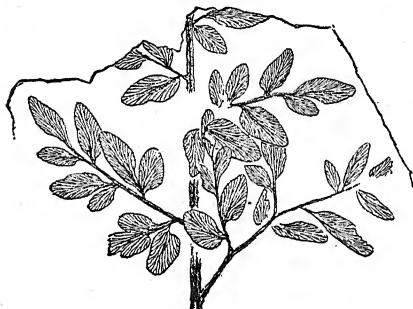


Fig. 19. *Adiantites oblongifolius* Goepp. Unterstes Oberkarbon, Niederschlesien. (Nach H. Potonié.)

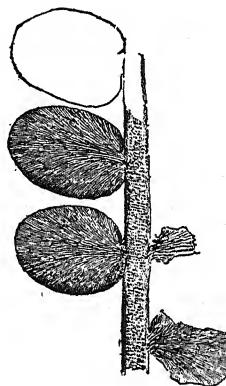


Fig. 20. *Cardiopteris polymorpha* Goepp. Kulm, Niederschlesien. (Nach H. Potonié.)

**Cardiopteris** Schimper, Traité I (1869) 451 (Fig. 20). Wedel nur einmal gefiedert, Blätter groß, rundlich, fächeradrig. Stengel mit zahlreichen unterbrochenen kleinen Querriefen (? Struktur ähnlich *Heterangium Grievei*). Obwohl Fruktifikation und Anatomie nicht bekannt, ganz sicher zu den Pteridospermen gehörig. In ein oder zwei Arten im Kulm Mitteleuropas häufig bis gemein. Nahe verwandt die in einigen Zügen abweichende Gattung *Cardiopteridium* Nathorst (Spitzbergen, Schottland). Nach neueren Funden können hierzu, wie auch vielleicht zum folgenden eigentümliche Fruktifikationen gehört haben, die unter dem Namen *Calathiops* Goeppert angegeben worden sind (vgl. Gothan und Schlosser, 1924) und von Vaffier (Ann. Univ. Lyon. N. S. I, 7, S. 121 ff.) mit Unrecht zu *Alcicornopterus* Kidston gestellt wurden (s. hinten).

**Sphenopteridium** Schimper, Traité III (1874) 487. Wedel einmal gegabelt. Gabelstück gefiedert, Gabelstücke meist nur einmal gefiedert (Fig. 21). Fiederchen sphenopteridisch, lineal-keilförmig bis rundlich, meist eingeschnitten, die vollspreitigen typisch fächeradrig. Achse grob querrieffig. Anatomie des Stengels vermutlich ähnlich wie von *Cardiopteris*, Fruktifikation nicht genau bekannt (s. o.). Vorkommen: im Kulm verbreitet und leitend wie die vorigen.

**Triphylopterus** Schimper, a. a. O., III (1874) 486. Meist seltener Gattung, Blättchenform an manche Arten der vorigen Gattung erinnernd. Wedelaufbau aber rein fiedrig ohne Querriefung. Fruktifikation nicht bekannt (? *Calathiops*-ähnlich). Zweifelhafte Sporangien werden ebenfalls angegeben. Dem ganzen Typus nach handelt es sich um eine Pteridosperme (Gothan und Schlosser a. a. O. 1924).

(*Archaeopteris* Dawson aus dem Oberdevon ist als Pteridosperme angesehen worden, jedoch m. E. unrichtig, oder wenigstens unbegründet, da die Fruktifikationen mehr farnartig sind; auch *Rhacopteris* Schimper ist ein Farn.)

### Sphenopterides, »Keiffarne«.

Mit 6 Figuren.

Die Sphenopteriden, zu denen die schönsten und zierlichsten Farnblätter des Karbons gehören, wurden von Stur sozusagen ganz als Farne angesehen und enthalten tatsächlich

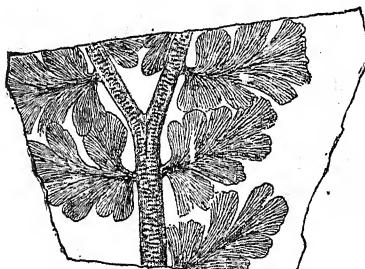


Fig. 21. *Sphenopteridium dissectum* Goepf. Kulm, Niederschlesien. (Nach H. Potonié.)

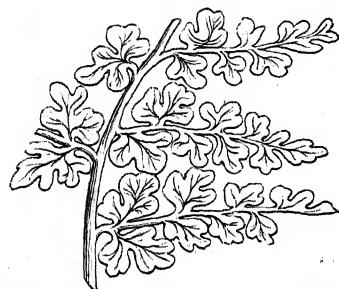


Fig. 22. *Sphenopteris obtusiloba* Brongn. Mittl. Karbon.

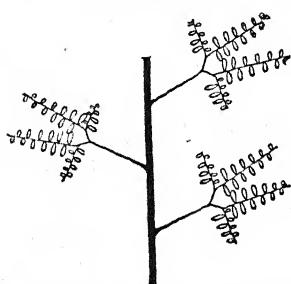


Fig. 24. Schema der »diplotinematischen« Wedel von *Mariopteris*. (Nach H. Potonié.)

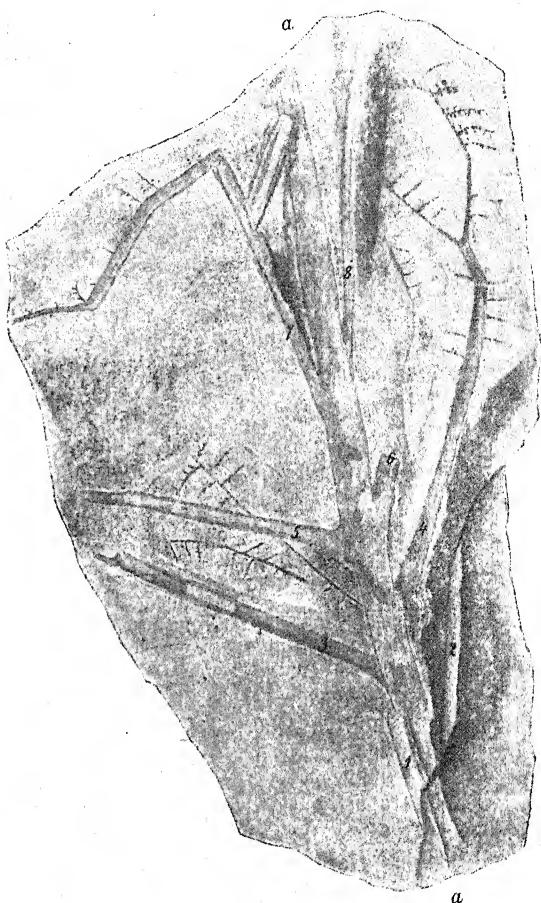


Fig. 23. Größeres Stück eines *Sphenopteris* aus der *Lyginodendron*-Gruppe mit Hauptstamm (aa) und ansitzenden, einmal gegabelten Wedeln. Ca. 1/2. Oberschlesisches Karbon. Ostrauer Schichten.

eine große Menge von Farnarten. Eine große Anzahl dagegen gehört sicher zu den Pteridospermen, doch ist es schwierig, alle derartigen Gruppen durch künstliche Merkmale genau auszuscheiden.

**Sphenopteris** Brongn. i. e. S. (*Eu-Sphenopteris*). Formen mit großen Wedeln, die anscheinend mit Vorliebe einmal gegabelt waren, sehr stark differenziert. Blättchen rundlich bis eiförmig (Fig. 22), fast immer ganzrandig. Stengel mit zerstreuten Querrielen oder glatt. Die Anatomie und fertilen Organe sind nicht bekannt, doch ist eine Zugehörigkeit zu den Pteridospermen anzunehmen. Als ♂ Organe werden Telangien angegeben (S. 40).

Hierher häufige Arten besonders des Mittleren Oberkarbons (*Sph. obtusiloba* Brgt., *Sauvauri* Crépin usw.).

Gruppe der *Sphenopteris Hoeninghausi* Brgt. Wie bereits vorne auseinandergesetzt stellen die Arten dieser Gruppe die Belaubung der Lyginodendren dar. Die Wedel sind einmal gegabelt mit beblättertem Fußstück (Fig. 23), die Stengel meist mit Haaren oder Schuppen besetzt, die Stämme von der Struktur von *Lyginodendron* (»*Dictyoxylonrinde*« usw.), die Blättchen meist stärker zerteilte sphenopteridische Formen (Fig. 6). Vorkommen: Häufiger oder seltener im Unteren und Mittleren Oberkarbon.

**Mariopteris** Zeiller, in Bull. Soc. Géol. France (1879) 93. Wedel diplostichisch verzweigt, d. h. doppelt-gabelig nach dem Schema von Fig. 24. Beblätterung halb pecopteridisch, halb sphenopteridisch. Stengel meist grob querriegig. Stämme sehr lang, so daß die Pflanze als Stütz- oder Kletterpflanze vorzustellen ist, wie auch die vorige. Fruktifikationen nicht genau bekannt; knollige Gebilde wurden am Stamm gefunden, deren Natur (? Samen, Brutknospen) unklar ist. Anatomie nicht näher bekannt. Die Arten gehören z. T. wie *M. muricata* Schlotheim (Fig. 25) zu den gemeinsten Karbonpflanzen des Mittleren Karbons und waren wahrscheinlich Kletter- oder Stützpflanzen.



Fig. 25. Stück des Wedels von *Mariopteris muricata* Schloth. Mittl. Oberkarbon. (Nach H. Potonié.)



**Diplotrema** Stur, in Sitz.-Ber. Ak. Wien, 98 (1883) 183. Unter diesem Namen faßt man andere sphenopteridische Formen mit der obigen Verzweigung zusammen, die mindestens in der großen Überzahl sicher zu den Pteridospermen gehört haben und als Blättchen rundliche bis keilförmige bis lineale Fiedern tragen. Dieselben sind im Karbon verbreitet, und man unterscheidet bei ihnen gewöhnlich noch eine besondere Gattung: **Palmatopteris** H. Potonié, mit lineal zugespitzten, schmalen einadrigen, gespreizt stehenden Fiederchen. *Palmat. furcata* Brüg. ist eine häufige, zierliche Pflanze des Mittleren Oberkarbons (Fig. 26). Bei einer *P.*-Art ist auch eine Fruktifikation bekannt, die *Calymotheca*-ähnlich ist.

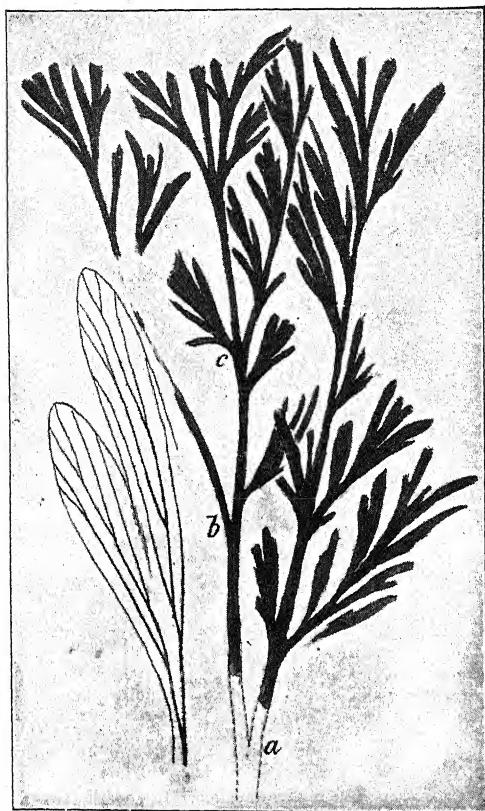


Fig. 27. *Eremopteris artemisiaefolia* Schimper. Englisches Karbon. (Aus H. Potonié, Lehrbuch.)

**Rhodea** Presl. z. T., in Sternberg, Vers. II (1838) 109. Verhältnismäßig kleine Wedel mit fiedriger Verzweigung und meist in pfriemenförmige Zipfel tiefzerteilten Blättchen. Fruktifikation nicht bekannt, doch sehr wahrscheinlich pteridosperm. Vorkommen: Namentlich im Kulm und Untersten Oberkarbon.

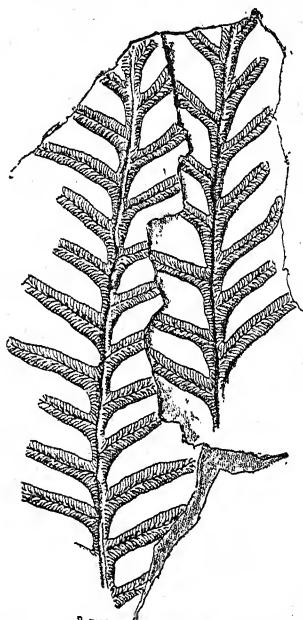


Fig. 28. *Alethopteris decurrentis* Artis. Ober-schles. Karbon. (Nach H. Potonié.)

Eine eigentümliche Form ist die bisher nur im englischen Karbon gefundene *Eremopteris artemisiaefolia* Schimper (Traité I [1869] 416), mit der kleine eigentümliche 2-spitzige Samen (*Cornucarpus* Arber) zusammen vorkommen, die wohl dazu gehört haben (Fig. 27).

### Pecopterides, »Kammfarne«.

Die hierher gehörigen z. T. außerordentlich großen Wedel von *Pecopteris* gehören fast ohne Ausnahme zu echten Farnen; nur einige aus Verlegenheit in der Sammelgattung mit untergebrachte Formen gehören zu den Pteridospermen, so die »*Pecopteris*« *Plucknettii* Schlotheim, die, ursprünglich mit *Dicksonia* verglichen, später mit anhaftenden Samen gefunden wurde (Fig. 34a) (Grand Eury, in Compt. Rend. Ac. Paris, Bd. 143 [1906], 764). Merkwürdigerweise ist von der mit ihr ganz nahe verwandten *Pecopteris Sterzeli* Zeiller bekannt, daß ihre Wedel an Stämmen von Farnbaumcharakter ansaßen (vgl. die

Figur in Gothan-Potonié, Lehrb., 2. Aufl., S. 195). Die beiden genannten Arten kommen im obersten Oberkarbon, bzw. Rotliegenden häufig vor.

### Alethopterides.

Mit 2 Figuren.

Pecopteridische Formen mit kürzeren bis längeren zungenförmigen Blättchen mit meist herablaufendem Grunde, in den von der Spindel Nebenadern eintreten. Blättchen mit deutlicher Mittelader und fiedriger oder maschiger Aderung. Stengel mehrfach verzweigt, die dickeren mit dichten, groben Längsriefen (*Aulacopteris* Gr. E., wie auch bei vielen der folgenden Typen). Diese Längsriefung röhrt her von der Rindenstruktur der Blattstiele, die als *Myeloxylon* bereits bei den Medulloseen erwähnt wurden, deren Belaubung die vorliegenden Formen und auch die der nächsten Gruppen darstellen. Fruktifikation im Zusammenhang noch nicht beobachtet, doch sind die *Alethopterides* ganz sicher Pteridospermen; als Samen gelten *Trigonocarpus*, *Rhabdocarpus* und ähnliche Formen.

**Alethopteris** Sternberg, Vers. I (1826) 21. Aderung nicht maschig. Sehr häufige Arten im Mittleren Oberkarbon (*A. lonchitica* Schlotheim, *Serli* Brongn. usw.) (Fig. 28).

Fig. 29. *Lonchopteris silesiaca* Goth. Oberschles. Karbon. (Nach H. Potonié.)



Fig. 30. *Callipteris conferta* Brongn. Rotliegendes, Saarrevier. (Nach H. Potonié.)

**Lonchopteris** Brongn., Prodr. pl. foss. (1828) 59. Genau wie vorher, aber Aderung maschig (Fig. 29). Lokal sehr häufige Formen, im mittleren Teil des Mittleren Oberkarbons, daher sehr gute Leitfossilien (*Lonchopteris rugosa* Brgt.).

**Palaeoewichselia** H. Pot. und Gothan, Abb. u. Beschr. VI (1909) 116 (*Pecopteridium* P. Bertr.). Pecopteridische Formen mit eigentümlich geschwungener alethopteridischer Aderung und mit Neigung zu Maschenbildung, bisher nur in Saarbrücken in der Mittleren Flammkohle, sicher pteridosperm.

### Callipterides.

Mit 3 Figuren.

Alethopteridische bis sphenopteridische oder pecopteridische Formen an fiedrig verzweigten Wedeln. Das Charakteristische der Gruppe besteht in dem Besitz von Zwischen-



Fig. 31. Stücken von *Callipteridium pteridium* Schloth. Oberstes Oberkarbon (Wettiner Schichten), Thüringen.

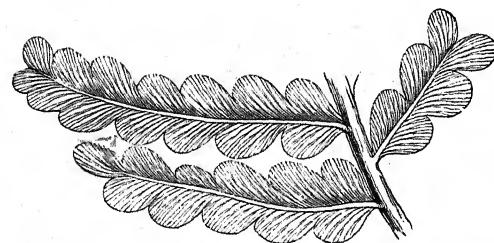
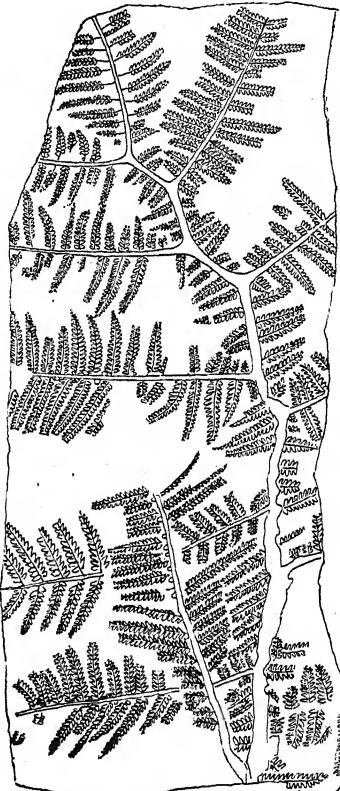


Fig. 33. *Odontopteris osmundaeformis* Schloth. Rotliegendes, Thüringen.

Fig. 32. Schema des größten bekannten Stücks von *Callipteridium pteridium* Schloth. (Nach Zeiller.)

fiedern an der Hauptachse (Fig. 30). Alle Arten ganz sicher pteridosperm, obwohl Fruktifikation und Anatomie unbekannt (?) ob medullosaartig). Es sind jüngere Formen des obersten Oberkarbons und Rotliegenden, Spuren noch im Kupferschiefer.

**Callipteris** Brongn., Tabl. (1849) 24. Formen von *Alethopteris*- und *Sphenopteris*-Charakter, in einer Anzahl von teilweise oder lokal häufigen Arten im Rotliegenden von Mitteleuropa, Nordamerika, Mittelasien (?) Ostasien). Vorzügliche Leitfossilien des Rotliegenden (*C. conferta* Brgt. [Fig. 30], *C. lyratifolia* Goeppert usw.).

**Callipteridium** E. Weiß, in Ztschr. D. Geol. G., (1870) 85. *Pecopteris*-artige Formen mit senkrecht abstehenden Blättchen und eigenartigem Wedelaufbau. *C. pteridium* Schlotheim (oberstes Oberkarbon), *C. gigas* Gubtier (Rotliegendes) (Fig. 31, 32).

## Odontopterides.

Mit 1 Figur.

Formen, deren einzelne Blättchen pecopteridisch bis alethopteridisch sind, Fächeraderung besitzen (also ohne Mittelader). Sämtlich sicher Pteridospermen, sind die Arten dieser Gruppe ähnlich wie die vorigen für die höheren Schichten des Oberkarbon und Rotliegenden charakteristisch. Stämme wahrscheinlich medullosaartig, Samen nicht bekannt.

**Odontopteris** Brongn., Hist. pl. foss. (1831) 251. Die Gattung hat die Charaktere der Gruppe, unter denen meist nur eine Gattung unterschieden wird. Bekannte Arten sind *O. osmundaeformis* Schlotheim, *O. minor* usw. Die letztere Art ist in vollständigen Wedeln bekannt, die im Aufbau denen gewisser Neuropteriden entsprechen, mit denen sie ebenso wie mit den Alethopteriden

wahrscheinlich nahe verwandt sind (Fig. 33).

## Neuropterides.

Mit 3 Figuren.

Eine größere arten- und formenreiche Gruppe, die namentlich im Mittel- und Oberkarbon sehr häufig auftritt. Die Wedel sind sehr groß, die Blättchen zungenförmig mit fiedriger (fächerförmiger) oder maschiger Aderung. Die Zugehörigkeit zu den Pteridospermen, und zwar zu den Medulloseen ist hier zweifellos; die Stengel tragen sehr z. T. ausgesprochen den Charakter von *Aulacopteris*-*Myeloxylon*. Bei einigen von ihnen sind auch

Fruchtifikationen bekannt. Wie Fig. 34 b zeigt, sind endständige Samen bei einigen Arten bekannt, die dem *Tetragynocarpus*- oder *Rhabdocarpus*-Typus entsprechen dürfen; außerdem wird ein Vor-

kommen wie Fig. 34 c als ♂ Fruchtifikation derselben Gruppe gedeutet. Man kann die Neuropteriden nach dem Wedelaufbau in zwei Hauptgruppen teilen: 1. die Imparipinnaten oder Unpaarigfiederten (Fig. 35), an denen die eben genannten Samen usw. gefunden wurden und die speziell zu den Medulloseen gehören; bei ihnen ist noch das Auftreten großer kreisrunder Blätter an der Basis des Gesamtwedels bemerkenswert (*Cyclopteris* Brongn.), die meist isoliert vorkommen (vgl. *Odontopteris*); 2. die Paarigfiederten (Paripinnaten), deren Wedelstücke mit 2 Blättchen endigen, und die außerdem an den Hauptachsen Zwischenfiederung zeigen und leichter in Einzelblättchen zerfallen als die ersten. Von den letzteren Paripinnaten sind eigentümliche Organe bekannt, die als Mikrosporensackträger gedeutet werden (*Potoniéa* Zeiller u. dgl., Fig. 34 d), aber keine Samen. Außerdem gibt es eine Anzahl Arten, die anscheinend weder in die eine, noch in die andere Gruppe gehören, wie die behaarte *N. Scheuchzeri* Hoffm. Es ist wahrscheinlich, daß die obige Zweiteilung der Gattung der natürlichen Einteilung entspricht; man hat sich aber daran gewöhnt, aus praktischen Gründen die Gruppe nach der Aderung einzuteilen und unterscheidet dabei die Formen mit fiedriger Aderung als *Neuropteris*, die mit maschiger Aderung als *Linopteris*, wobei jede dieser »Form«-Gattungen wiederum

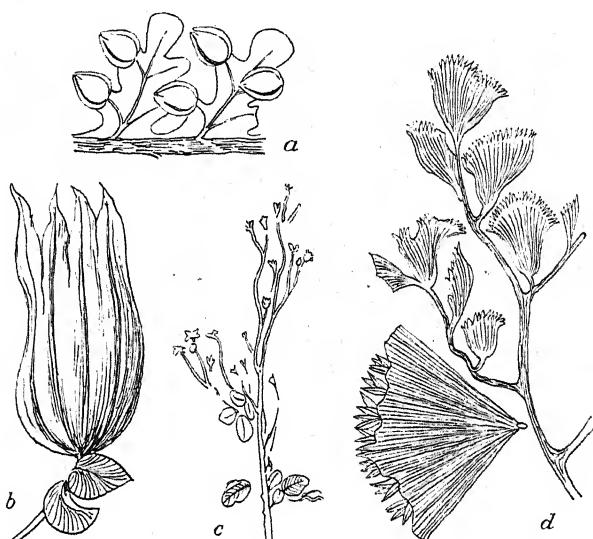


Fig. 34. a *Pecopteris Pluckeneti* Schlotheim mit Samen auf der Blattunterseite. b-d Fruchtifikationen von Neuropteriden. b endständiger Same von *Rhabdocarpus* charakter bei *Neuropteris heterophylla* Brongn. c angeb. männl. Organe derselben Art. d Inflorescenz (*Potoniéa*) mit Mikrosporangienträgern (links unten einer vergrößert) von *Neuropteris gigantea* oder Verwandten. (Nach Grand'Eury, Kidston u. Zeiller-P. Bertrand.)

nach der obigen Methode zweigeteilt werden kann; die einzelnen Arten sehen sich z. T. bis auf die Aderung vollkommen gleich.

**Neuropteris** Brongn., Prodr. (1828) 52. Die meisten Arten enthält die unpaarig-gefiederte Gruppe, wie *N. heterophylla* Brongn., *obliqua* Brongn. usw. im mittleren Oberkarbon; wenige, aber zum Teil sehr häufige Arten enthält die paarig gefiederte Gruppe (*N. gigantea* Sternb.).

**Linopteris** Presl, in Sternb. Vers. II (1838) 167 (*Dictyopteris* Gutbier) (Fig. 36). Bei dieser Gattung sind die paarig gefiederten Formen häufiger als die unpaarigen; diese treten meist erst in den höheren Schichten des mittleren Oberkarbons bis zum Rotliegenden auf.

A h n a g : **Daubreeia** Zeiller, Commentry (1888) 8. Wegen ihrer Ähnlichkeit mit

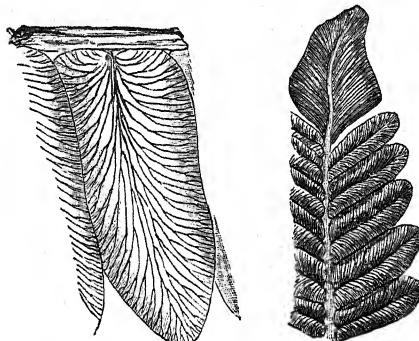


Fig. 35. *Neuropteris heterophylla* Brongn. Mittl. Oberkarbon.

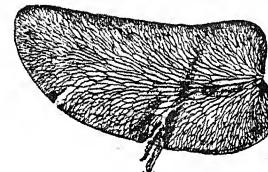


Fig. 36. *Linopteris neuropteroidea* Gutb., Neuropteride mit Maschenaderung. Mittl. Oberkarbon.

den obengenannten großen kreisförmigen Basalfiedern hier erwähnt. Es sind große, flach schildförmig erscheinende, in Wirklichkeit aber trichterförmige Blätter (nach Zeiller möglicherweise Involucra), die eine radialstrahlige, nach dem Zentrum des Trichters konvergierende Aderung zeigen. Nur eine Art *D. pateraeformis* Germar sp., als Seltenheit im Permokarbon gefunden, der Stellung nach problematisch.

### Taeniopterides.

Mit 1 Figur.

**Taeniopteris** Brongn., Hist. (1831) 202. Formen mit meist einfachen Wedeln oder solchen, die nur einmal verzweigt sind mit langen bandförmigen, fiedrig geaderten Blättern (Fig. 37). Ihre Fruktifikationen usw. sind unbekannt, doch dürften die paläozoischen Formen dieser Art Pteridospermen sein. Die äußerlich ihnen ähnelnden Typen des Mesozoikums gehören anderen Gruppen an, z. T. den *Bennettitales*. Die paläozoischen Formen sind charakteristisch für die höchsten Karbonschichten und fürs Rotliegende.

### Glossopterides.

Mit 2 Figuren.

Wedel einfach, wenige Zentimeter bis fußgroß, mit abgestumpftem Gipfel und allmählich verschmälerter Basis, öfter mit einem kurzen Stiel. Mittelader vorhanden oder fehlend. Die Aderung ist meist einfach maschig, doch kommen auch homologe Formen ohne Maschen vor, die z. T. mit den betreffenden Gattungen mit Maschenadern wohl nahe verwandt sind, in ähnlicher Weise, wie Homologformen bei *Alethopteris-Lonchopteris*, *Neuropteris-Linopteris*, *Ctenis-Pseudoctenis* usw. existieren.

Die Zusammenfassung der nachher zu beschreibenden Formen zu einer Gruppe geschieht zunächst auf Grund der äußeren Charaktere der Blätter, da die Fruktifikationen und Stämme nur vermutungsweise bekannt sind. Das Vorkommen aller dieser Formen beschränkt sich (bis auf das der hier auch nur verlegenheitsweise untergebrachten Gattung *Lesleya*) auf die Gondwanagebiete, deren Floengemeinschaft, wie vorn S. 6, Fußnote gesagt, nach ihnen auch als Glossopterisflora bezeichnet wird. Die Formen kommen in den Gondwanaschichten von den älteren (Permokarbon) an vor; einzelne Formen haben noch Residuen in der Rhät-Liasflora hinterlassen (*Glossopteris* in Tonkin).

**Glossopteris** Brongn., Prodr. (1828) 54. Blätter stets mit Mittelader, Aderung einfach maschig; die Adernmaschen langgestreckt oder kürzer polygonal, wonach verschiedene Arten unterschieden werden. Die häufigsten sind *Gl. indica* Schimper und *Gl. Browniana* Brongn. (Fig. 38). Neben den großen eigentlichen Blättern besaß *Glossopteris* noch kleinere, mehr schuppenförmige Blätter an der Basis, die mit den großen am Rhizom befestigt waren. Sie zeigen Übergänge zu den normalen Blättern.

Die Blätter haben augenscheinlich nach mehreren Funden in Schopfform gesessen. Die Stämme sind der Anatomie nach nicht genauer bekannt. Von Etherige ist unter dem Namen *Blechnoxylon talbragarense* ein beblättertes Stämmchen aus Australien beschrieben worden, das Blätter ähnlich kleinen *Glossopteris*-Blättchen in Schöpfen trägt. Die Struktur ist sehr mangelhaft erhalten, man sieht aber soviel, daß ein Ring von Sekundärholz vorhanden ist, weshalb das Stämmchen zu den Pteridospermenstämmen gestellt wird.

Fruktifikationen sind nicht genauer bekannt, aber von dieser Gattung angegeben worden. Man hat Sporangien an den Blättern, bzw. Sori an den Blättern zu finden geglaubt, was sich aber als irrtümlich herausstellte. Auch die Mitteilung von Arber, der aus Südafrika mit *Glossopteris* augenscheinlich zusammengehörige schuppen- bis sackförmige Organe bekanntgemacht hat, die er als Sporangienkapseln deutete (die später auch in Brasilien gefunden wurden), hat sich als wenig bedeutend erwiesen, da die genannten Schuppen keinen Inhalt erkennen ließen. Neuerdings hat Walkom unter dem Namen *Nummulospermum* Samen bekannt gemacht, die er als zu *Glossopteris* gehörig ansieht; ein Zusammenhang ist aber nicht bewiesen.

141) angegeben, daß er zusammenhang mit Schuppenblättern von *Glossopteris* gefunden hat. Nimmt man diese Angaben und die Beschaffenheit des evtl. zu *Glossopteris* gehörigen oben erwähnten Stämmchens und das ständige Fehlen von Sori an den *Glossopteris*-Blättern zusammen, so bleibt die Zugehörigkeit der Gattung und wohl der ganzen Gruppe zu den Pteridospermen noch das Wahrscheinlichste. Hier kann auch erwähnt werden, daß die eigentümlichen halb aphlebienartig aussehenden, von D. White als *Arberia* und *Derbyella* beschriebenen Blätter mit Fruktifikationsorganen von *Glossopteris* in Verbindung gebracht werden, und das Gleiche gilt von der wie ein gestielter Fächer aussehenden *Ottocaria* Zeiller (*Feistmantelia* Zeiller), was aber reine Vermutungen sind. Als Rhizome werden zu *Glossopteris* die sogenannten Vertebrarien gerechnet (*Vertebraria* Royle, Fig. 39), die schon länger bekannt waren, deren Zusammenhang aber erst von Zeiller und Oldham erkannt wurde. Eine Deutung des etwas merkwürdigen Äußeren dieser Rhizome hat besonders Zeiller gegeben: Von dem Mittelpunkte des Rhizoms gingen strahlig nach außen keilförmige Segmente ab, die in den Abdrücken wie quergliedert erscheinen durch die in die Blätter austretenden Leitbündel. Zeiller möchte die *Vertebraria*-Struktur bis

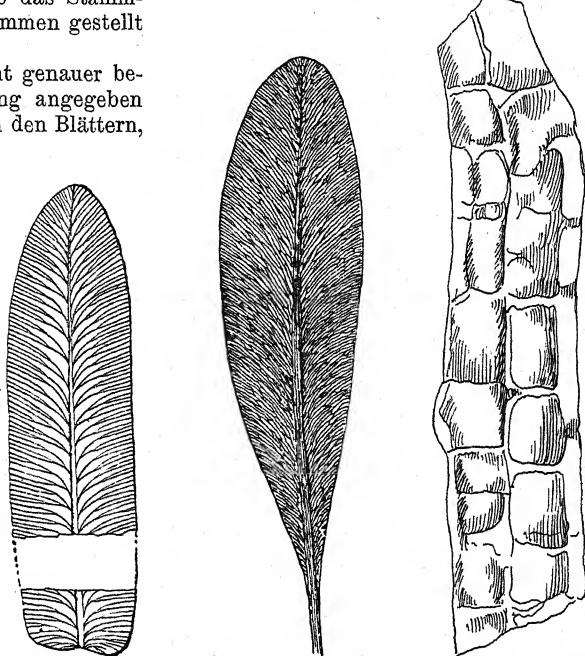


Fig. 37. *Taeniopteris* *jejunata* Gr. E. Rot- liegendes.

Fig. 38. *Glossopteris* *Browniana* Brongn. (Nach Feistmantel)

Fig. 39. *Vertebraria* *indica* Royle. (Nach Feistmantel.)

zu gewissem Grade mit den Stämmchen von *Struthiopteris germanica* verglichen. Die Art kommt am häufigsten in den unteren und mittleren Gondwanaschichten vor und erscheint im Rhät, nur ausnahmsweise sind noch Residua im Rhät-Lias von Tonkin (angeblich auch Mexiko) bemerkt worden.

**Linguifolium** Arber. Nur in Blättern bekannte Homologformen von *Glossopteris* ohne Maschenaderung (s. o.), die aber jedenfalls der natürlichen Verwandtschaft nach *Glossopteris* sehr nahe stehen, wie auch Seward annimmt, und nur von einigen Autoren mit Unrecht aus den Glossopteriden herausgenommen werden, bei denen manche Stücke auch nur wenig Maschen zeigen. Bisher in rhätischen Schichten von Neuseeland und in Chile, an letztem Punkt nach den Angaben von Solms-Laubach bzw. Steimann (vgl. Arber, New Zealand Geol. Surv. Pal. Bull. VI [1917], 38 und Solms, Neues Jahrb., Beilage Bd. XII [1899], 592).

**Gangamopteris** Mc. Coy in Ann. mag. Nat. Hist. (1847) 151. In der Form *Glossopteris*-ähnlich, aber im Umriß unregelmäßiger, ungestielt, ohne Mittelader, mit öfters buchtigem Rand. Die häufigste Art ist *G. cyclopterooides* Feistmantel, die für die untersten Schichten der Gondwanaförmation charakteristisch ist. Außer in den echten Gondwanagebieten auch im nördlichen Russland gefunden und auch nach Zaleski in Sibirien.

**Lesleya** Lesquereux, Coal fl. Penns. (1880) 142. Formen, die sowohl an *Linguifolium* wie auch an *Taeniopteris* erinnern, in der äußeren Gestalt *Glossopteris*-ähnlich, mit einer sehr dicken Mittelader und auffallend feinen verzweigten Seitenadern, die im Gegensatz zu den echten *Taeniopteris*-Arten stark schräg aufwärts verlaufen. Trotz mancher Beziehungen zu den genannten Formen dürfte man der Gattung Selbständigkeit zuerkennen. Die Form kommt im Permokarbon vor. Bis zu gewissem Grade *Lesleya*-ähnlich ist **Palaeo-vittaria** Feistmantel der Gondwanaförmung, die aber keine Mittelader hat, also gewissermaßen eine *Gangamopteris* ohne Maschenadern darstellt.

**Belemnopteris** Feistmantel in Journ. As. Soc. Bengal (1876) 370. Aderung maschig wie bei *Glossopteris*. Blatt pfeilförmig mit einer Mittel- und zwei abwärtsgehenden Hauptadern. Mittlere Gondwanaschichten Ostindiens, hier nur provisorisch untergebracht, da wahrscheinlich in irgendeiner Verwandtschaft zu den Glossopteriden stehend.

## Megalopterides.

**Megalopteris** Dawson (vgl. Lesquereux, coal fl. Penns. [1880] 147). Wedel und Blättchen groß, einmal gefiedert. Gipfelfiedern schief, lanzettlich, ganz; die eine Seite der Fiedern stark an der Achse herablaufend, daher die Spindel stark geflügelt; Adern schief auf den Rand treffend, gegabelt. Fiedern durch die Mittelader meist asymmetrisch geteilt. Eigentümliche Formen, charakteristisch bisher für die unteren Schichten des Karbons von Ohio und Illinois.

Bemerkung. *Megalopteris* Dawson ist nicht zu verwechseln mit *Megalopteris* Schenk = *Gigantopteris* Schenk, die wir unter den Farnen behandeln, die allerdings von einigen Amerikanern als Pteridosperme angesehen wird.

### D. Fossile Gymnospermensamen des Karbon und Perm.

Die Zahl der aus dem Karbon und Perm in kohlinger Erhaltung bekannten Samen ist recht groß; außer diesen kennt man aber auch eine beträchtliche Menge von strukturzeigenden Stücken aus den Dolomitknollen des Karbons und besonders aus den Kieseln des französischen Permokarbons (von Autun). Die Literatur besonders über die Letzteren ist ziemlich groß. Beschreibungen kohlinger Samen finden sich in allen möglichen Karbonfloren zerstreut. Wir geben zunächst eine Übersicht über die wichtigere Literatur und machen besonders auf die zusammenfassende Darstellung Seward's in Bd. 3 der »Fossil Plants« S. 300 ff. (1917) aufmerksam, der wir uns hier wesentlich anschließen.

**Wichtigste Literatur** (außer dem eben genannten Seward): Scott, Studies II (1923) 3. Aufl. — Arber: Seed Impressions of the Brit. Coal. Meas., in Ann. Bot. XXVIII (1914) 81. — Brongniart, Graines silicifiées, Paris 1881; mit sehr schönen Tafeln. — C. E. Bertrand hat die einzelnen Samen des Brongniartschen Werks nachuntersucht (vgl. namentlich Bull. Soc. Bot. France 1907/8). — Oliver, *Trigonocarpus* und *Polylophospermum*, in New Phyt. III

(1904) 96; Ann. Bot. XXI (1907) 303; *Physostoma*, in Ann. Bot. XXIII (1909) 73. — Oliver und Scott, *Lagenostoma*, in Phil. Trans. Roy. Soc. Bd. 197 (1904) 193. — Oliver und Salisbury, *Conostoma*, in Ann. Bot. XXV (1911) 1. — Salisbury, *Trigonocarpus Shorensis*, in Ann. Bot. XXVIII (1914) 273. Andere und ältere Arbeiten von Williamson, Fiedler, Berger, Nathorst u. a. sind in der genannten Literatur zitiert.

Vor Entdeckung der Pteridospermen kamen als samentragende Pflanzen im Karbon eigentlich nur die Cordaiten in Betracht, zu denen im Rotliegenden die Walchien und noch einige wenige Samenträger hinzutrat. Man war in Verlegenheit, wohin man die vielen im Karbon vorkommenden Samen bringen sollte. Zeiller wies darauf hin (Elém. Paläobot. 1900, S. 220), daß dieses Mißverhältnis aufhören würde, sobald Formen wie die Potoniéischen Cycadoflices als Samenträger erkannt sein würden. Dies ist nun seit den Untersuchungen von Oliver und Scott über *Lagenostoma* und *Lyginodendron* geschehen, und wenn man auch die Zugehörigkeit der meisten karbonischen Samen zu bestimmten Arten der Pteridospermen, seien es nun Stämme mit Struktur oder Blätter, nicht genauer kennt, so ist doch die Zurechnung der meisten Samen zu den Pteridospermen sicher richtig. Soweit ein solcher Zusammenhang bekannt ist, ist dies bereits im Vorigen gesagt worden. Die bisher bekannten Samen (mit Struktur) zeigen eine Anzahl gemeinsamer Eigentümlichkeiten, gleichgültig, ob sie nun zu den Pteridospermen oder Cordaiten oder noch anderen Gruppen gehören mögen. Sie sind alle orthotrop, alle haben eine Pollenkammer, wie sie heute bei den Samen der Cycadeen und von *Ginkgo* vorkommt. Man hat häufig in den Pollenkammern verschiedener Samen Pollenkörper bemerkt; fossile Pollenschläuche sind aber nicht erhalten geblieben. Nach Analogie der Vorgänge bei der Befruchtung der Cycadeen und bei *Ginkgo* ist anzunehmen, daß auch die Pteridospermen noch bewegliche Spermatozoiden entwickelt haben, jedoch ist diese Annahme ein reiner Analogieschluß auf Grund der Samenstruktur. Viele der Samen hatten eine äußere fleischige Hülle (Sarkotesta) und eine innere ledrige oder holzige sklerotische (Sclerotesta). Der Natur der Sache nach erhält sich oft nur der sklerotische Kern und besonders bei den kohlig gehaltenen Samen sieht man nur selten Spuren der Sarkotesta; auch bei den echt versteinerten fehlt diese oft. Außerdem ist zu bedenken, daß die Sarkotesta bei kohlig erhaltenen Samen als feinerer Außenrand, also wie ein Flügel des Samens erscheinen kann. In manchen Fällen ist sie aber leicht zu erkennen an der Streifung auf der Oberfläche des Samens, herrührend von dem Leitbündelnetz der Sarkotesta. Der Leitbündelverlauf, dessen Ansatz und Eigentümlichkeiten spielt bei mehreren Autoren eine besondere Rolle in der Diagnostik der Samen; im Ganzen erinnert er an die Verhältnisse bei den Cycadeen. Daß ein Embryo in diesen Samen bisher niemals beobachtet ist, war schon früher erwähnt worden. Bei den meisten ist der Nucellus frei innerhalb des Integuments, außer z. B. bei der *Lagenostoma*-Gruppe.

Da die Samen fast immer allein gefunden werden, ohne Zusammenhang mit den anderen Teilen der dazugehörigen Pflanzen, so hat man unabhängig von den Fragen anderweitiger Zugehörigkeit eine Spezialklassifikation der Samen vornehmen müssen, wie es schon Brongniart getan hat. Man unterscheidet zwei Gruppen; 1. Samen mit bilateraler Symmetrie, die meist ziemlich flach sind und sich durch eine Ebene in zwei gleiche Hälften teilen lassen (*Platyspermae*). 2. Samen mit radialstrahligem Bau, die sich also durch mehr als eine Ebene in gleiche Teile zerlegen lassen (*Radiospermae*). Nach diesem Prinzip hat auch Seward (a. a. O. 1917) die Samen aufgeführt. Eine andere Einteilung mit zahlreichen neuen Gattungen, die anscheinend kaum etwas gebessert hat, hat Arber für kohlig erhaltene Samen (»Impressions«, a. a. O. 1914) gegeben. Wir geben diese Fassung nachher anhangsweise.

#### Radiospermae (Samen mit radiärem Bau).

Mit 3 Figuren.

a) *Lagenostomeae*. Kleine Samen, deren Außenseite meist mehrere Rippen zeigt. Nucellus nur am oberen Ende frei, etwa von der Höhe der Basis der Pollenkammer an. Der oberste Teil des Integuments ist oft gelappt, wobei die Lappen frei sein können oder verwachsen. Die Samen sitzen öfter in einer Cupula.

*Lagenostoma* Williamson. Die wichtigste Art dieses Samens, *L. Lomaxi* Williamson spielt in der Geschichte der Paläobotanik eine besondere Rolle, da sie zuerst die Gymnospermenfamilien, 2. Aufl., Bd. 13.

spermennatur eines bisher unbedenklich zu den Farnen gerechneten Karbongewächses darlegte. Es ist der Same von *Lyginodendron-Sphenopteris Hoenninghausi*, über den wir schon vorne S. 10 gesprochen haben. Es erübrigt sich daher, hier Weiteres mitzuteilen.

**Physostoma** Williamson (Fig. 40 a,  $a_1$ ). Kleine Samen, ca. 6 mm lang, 2 mm breit, mit 10 Rippen, außen eigentlich behaart. Eine besondere Eigentümlichkeit dieses Samens ist, daß statt der Mikropyle ein Ring von 10 freien langen, etwas ausgebreiteten (Tentakeln) Lappen ausgebildet ist, eine in der Pflanzenwelt bisher einzig dastehende Struktur, die von Oliver als primitiv angesehen wird. Die Pollenkammer ist ziemlich

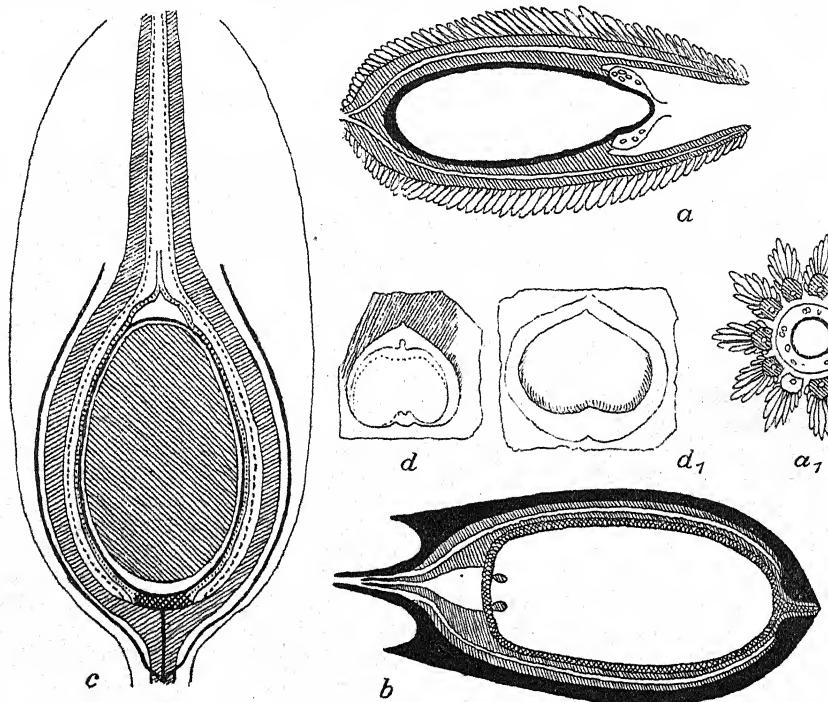


Fig. 40. Schemata der Struktur von radiär gebauten Samen des Karbons. a,  $a_1$  *Physostoma elegans* Will. a Längsschliff; außen die Haare, oben die Pollenkammer; Integument schräg schraffiert, Leitbündel darin helle Linie;  $a_1$  Querschliff in Höhe der Pollenkammer mit den 10 freien Lappen außen. — b *Stephanospermum akenioides* Brongn., oben mit 2 Archegonien, darüber die Pollenkammer; Sklerotesta schwarz. — c *Trigonocarpus Parkinsoni* Brongn., Längsschliff; außen (hell) Sarkotesta; schräg schraffiert: Sklerotesta; innen: freier Nucellus und Pollenkammer; oben die lange Mikropyle. — d *Cardiocarpus drupaceus* Brgt., Sarkotesta schraffiert;  $d_1$  *Cardiocarpus Gutbieri* H. B. Gein. Oberkarbon u. Rotliegendes. (Nach Oliver, Brongniart.)

groß, und man hat oft Pollen darin gefunden. Wozu dieser Same gehört, ist nicht bekannt. Englisches Karbon.

**Conostoma** Williamson. Zeigt im unteren Teil 6 Rippen und eine Art schwache Sarkotesta. Das Integument zeigt oberwärts 6 Lappen um die Pollenkammer, die kürzer ist als bei *Physostoma*, keine röhrenförmige Fortsetzung der Pollenkammer nach oben. Im englischen mittleren und unteren Karbon.

**Sphaerostoma** Benson (s. S. 14), nahe mit *Conostoma* verwandt. Hat wie dieses einen Quirl von Lappen um die Mikropyle, eine große Pollenkammer und eine persistierende Epidermis über der Aufragung oberhalb des Embryosacks.

**Gnetopsis** Renault. Samen, die echt versteinert und kohlig bekannt sind. Sie saßen zu 2—4 in einer Cupula. Ursprünglich nur mit Struktur bekannt, später auch in kohlinger Erhaltung im mittleren Karbon von Carpentier gefunden (Fig. 41 d). Sehr eigentümlich

sind die drei bis vier federartigen Organe, offenbar Flugorgane, am Gipfel. Die Samen sind nicht ganz rund und neigen zu den Platyspermae (Fig. 41 d rechts ein Querschnitt).

b) **Trigonocarpeae.** Samen, die besonders zu den Medulloseen gerechnet werden. Die Samen zeigen meist 3 Rippen oder ein Mehrfaches davon. Diese sitzen auf der Sklerotesta, die von einer fleischigen Hülle (Sarkotesta) umgeben ist, die aber bei den Fossilien meist fehlt, wo man nur den Kern sieht. Das Integument bildet über dem Nucellus eine Mikropylarröhre von größerer Länge. Der Nucellus ist freistehend im Integument sichtbar, nur an der Basis angeheftet. Einige Arten sind sehr häufig und weit verbreitet im Karbon.

**Trigonocarpus** Brongn. (Fig. 40 c, 41 b, b<sub>1</sub>), dessen beide häufigste Arten (*T. Parkinsoni* Brongn. und *T. Noeggerathi* Sternberg) gewöhnlich zu *Alethopteris* gerechnet werden.

**Tripterospermum** Brongn. zeigt drei starke vorspringende »Flügel« (?).

**Pachytesta** Brongn. (*Megalospermum* Arber). Sehr große Samen, 11—12 cm lang, als Abdrücke und mit Struktur bekannt. Die Exotesta ist schwammig, außen und innen mit sklerotischen Lagen und mit zwei Reihen von Leitbündeln. Die Endotesta ist auch z. T. schwammig. Die Exotesta ist in drei Teile geteilt durch drei radiale Platten, durch welche zwei Platten nach innen gehen. Der Nucellus ist frei wie oben. In Abdrücken zeigen die Samen starke Längsrippen von den Leitbündeln der Exotesta herrührend. Oberes Oberkarbon und Rotliegendes.

**Ptychotesta** Brongn. Samen mit 6 stark vorspringenden »Flügeln«, die von der gefalteten Sklerotesta gebildet werden, ähnlich wie bei *Tripterospermum*.

**Hexapterospermum** Brongn. Sechseckige Samen mit 6 Rippen (= *Hexagonocarpus* Renault?), Permokarbon.

**Stephanospermum** Brongn. Ellipsoidische Samen, wahrscheinlich mit fleischiger Sarkotesta. Der Kern ungerippt. Nucellus ganz frei vom Integument. Verhältnismäßig sehr dicke Sklerotesta, die außen ein Pallisadenzellengewebe zeigt. Die Skl. springt mit einem vorstehenden Ring nach oben vor, so daß der Samen wie gekrönt aussieht (Fig. 40 b), daher der Name. Der Nucellus ist von einem kleinen, leitbündel-zeigenden Gewebe umgeben und durch einen Zwischenraum von der Sklerotesta getrennt (Tracheidenmantel). Zwei Archegonien sind bemerkt worden und in der Pollenkammer mehrzellige Pollen. Permokarbon.

**Codonospermum** Brongn. (Fig. 41 a). Ein achtseitiger Same, der durch eine Einschnürung in einen größeren oberen Teil mit dem Nucellus usw. und in eine kleinere untere lufterfüllte Kammer geteilt ist, die vielleicht als Schwimmapparat diente. Permokarbon.

**Polylophospermum** Brongn. (Fig. 42 a). Samen mit Sarko- und Sklerotesta. Letztere mit 6 vorspringenden Rippen und kleineren zwischen den Kanten. Die Testa trägt nach oben einen Fortsatz, der den Samen oben wie eine Kammer überwölbt, in deren Mitte unten die Mikropyle sitzt. Permokarbon.

**Aetheotesta** Brongn. Samen mit großer Pollenkammer. Sarkotesta nach oben stark verdickt und verlängert, mit Luftkanälen im Gewebe. Renault rechnet diese Samen, allerdings ohne zwingenden Grund, zu *Dolerophyllum*. Permokarbon.

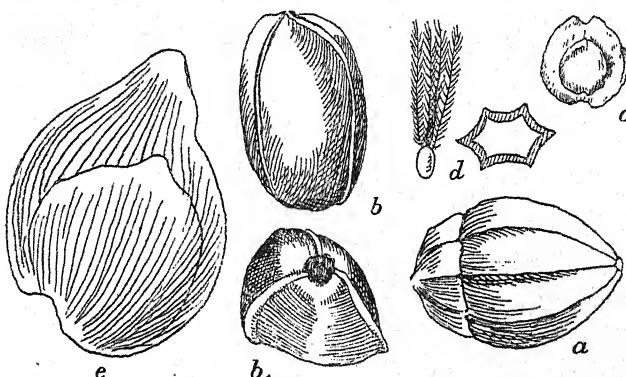


Fig. 41. a) *Codonospermum* Brongn. b, b<sub>1</sub>) *Trigonocarpus* Brongn., Kern. — c) *Samaropsis* Goepp. d) *Gnetopsis* Ren. e) *Rhabdocarpus* Berger. Oberkarbon u. Rotliegendes. (Nach Berger, Brongniart, Renault u. a.)

**Eriotesta** Brongn. mangelhaft bekannter Typus. Das Gleiche gilt von *Gaudrya* Gr. E. Samen mit langer Mikropyle und großer Pollenkammer.

### Platyspermae.

Samen mit bilateral-symmetrischem Bau. (*Cardiocarpales* im Sinne von Seward.)

In der Organisation schließen die Samen sich den Trigonocarpeen an; sie besitzen daher Sarkotesta, Sklerotesta, freien Nucellus und Pollenkammer. Während von den früher genannten Samen die Überzahl zu den Pteridospermen gerechnet wird, gehören von den Platyspermen viele zu den Cordaiten, und bei mehreren hat man den Zusammenhang damit nachgewiesen. Die Samen sind fast alle in Abdrücken berandet bis geflügelt, entweder durch den Besitz einer ± dicken Sarkotesta, oder durch wirkliche häutige Flügel. Die Arten kommen vom Karbon bis zum Rotliegenden vor.

**Cardiocarpus** Brongn. (Fig. 40 d, d<sup>1</sup>). Im ganzen herzförmige Samen mit spitzlichem Gipfel und schwacher Berandung. Von diesem Typus wenig verschieden sind die als

*Cordaicarpus* Geinitz bezeichneten Samen. Häufig im Karbon; auch mit Struktur bekannt. *Cordaispermum* Ren. ist mit dieser Form identisch.

**Cyclocarpus** Fiedler. Kreisrunde Samen, ursprünglich als Abdrücke, nachher von Brongniart mit Struktur bekannt gemacht. Karbon.

**Cycadinoecarpus** Ren. Ist im Leitbündelsystem von *Cardiocarpus* verschieden. Ob wirklich eine besondere Gattung vorliegt, ist unklar.

**Rhabdocarpus** Berger (Fig. 41 e). Diesen Namen will Seward für kohlige Samen reservieren, *Rhabdospermum* für solche mit Struktur. Die Samen sind meist von eiförmiger bis ellipsoidischer Gestalt und zeigen sich auch in Abdrücken noch von der Sarkotesta umgeben, deren Leitbündel in Form eines ± stark längsstreifigen Überzugs hervortreten und die nicht mit Rippen des Samens selbst verwechselt werden dürfen. Von

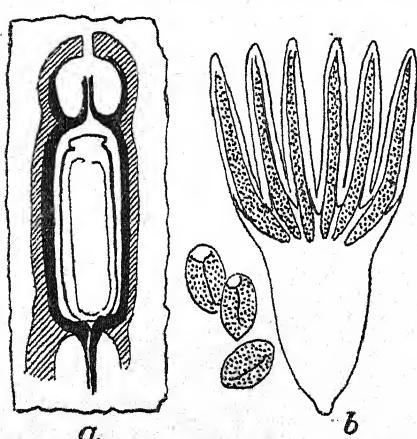


Fig. 42. a *Polylophospermum* Brongn. (s. Text) b *Codonothecca* Sellards, links Pollenkörner aus den Mikrosporophyllen. (Nach Brongniart u. Sellards.)

*Cardiocarpus* unterscheiden die Samenkerne sich durch das Fehlen der herzförmigen Basis. Zu dieser Gruppe gehören auch die an *Neuropteris* gefundenen Samen (*Neurospermum* P. Bertrand). Die Samen sind nicht selten im Karbon und Rotliegenden zu finden und gehören teils zu Pteridospermen, teils zu Cordaitales.

**Mitrospermum** Arber ist ein mit Struktur bekannter Typus, der durch den Leitbündelverlauf und in einigen Einzelheiten von *Rhabdocarpus* abweicht. Nach den Darlegungen von Scott gehört dieser kleine Same nicht zu Pteridospermen, sondern zu *Mesoxyylon*, einer Gattung der *Cordaitales*.

**Diplotesta** Brongn., ein durch zwei schwache Kiele ausgezeichneter Same des französischen Permokarbons.

**Taxospermum** Brongn. hat seinen Namen von der Ähnlichkeit mit *Taxus*-Samen, zeigt aber im Verlauf der Leitbündel des Integuments Besonderheiten.

**Leptocaryon** Brongn. Ein Same unklarer Verwandtschaft, da die Anatomie nicht genügend bekannt ist. Wie die vorigen im französischen Permokarbon.

**Compsotesta** Bertrand, ähnelt im großen und ganzen *Hexapterospermum*.

**Samaropsis** Goeppert (Fig. 41 c), meist kleine Samen mit deutlicher bis starker Flügelung, die aber wohl nur z. T. von wirklichen häutigen Flügeln herrührt und auch mit dem Vorhandensein einer Sarkotesta zusammenhängen kann. Diesen Namen sollte man nur auf Samen mit kohlinger Erhaltung anwenden; eine mit Struktur bekannte *Samaropsis*

ist z. B. das bereits genannte *Mitrospermum*. Hierher gehört auch *Jordania* Fiedler, bei dem der Flügelrand bedeutend größer ist als der eigentliche Same, so daß man an einen *Fraxinus*-Samen oder dgl. erinnert wird. Häufige Formen des Karbons.

#### Verschiedene Samen.

**Hexagonocarpus** Ren. nennt man Abdrücke, die auf *Hexapterospermum* bezogen werden.

**Decagonocarpus** Ren. sind Samen mit 10 Rippen, die in die Kategorie von *Polypterocarpus* Gr. E. gehören, die Samen mit 3, 6 oder mehr breiten Rippen oder Flügeln enthält.

**Rhynchogonium** Heer, kleine Samen oder Früchte mit einem schnauzenförmigen Fortsatz nach oben, der 8 Rippen trägt. Die Samen erinnern dadurch in mancher Beziehung an die *Lagenostomeen*. Zu diesem Genus gehört auch *Boroviczia* Zalesky. Karbon.

**Diplopterotesta** Nathorst. Längliche Samen mit dünner Sklerotesta und 2 stark hervortretenden flügelartigen Rippen mit eigentümlicher Querstreifung. Unterkarbon Spitzbergen.

**Musocarpus** Brongn. Kohlig erhaltene, etwa 3 cm lange Samen mit 6 Rippen, so daß 3 schwächere zwischen 3 stärkeren Rippen liegen. Die Samen-Basis zeigt einen abgesonderten Unterteil wie etwa bei *Conostoma*. Die innere Struktur ist unbekannt. Karbon.

**Holcospermum** Nathorst. Kohlige ellipsoidische Samenkerne, die von platyspermen oder radiospermen Formen herrühren können, mit zahlreichen Längsrippen. Strukturzeigende Samen dieser Art sind unter dem Namen *Colpospermum* Ren. beschrieben worden. Karbon.

**Malacotesta** Will. sind, wie der Name erkennen läßt, Samen mit dickfleischigem Integument. Karbon.

**Thysanotesta** Nathorst, kleine längliche Samen, die in ihrem Oberteil mit starren Borsten bewehrt sind. Karbon, Spitzbergen.

**Carpolithus** Linné (*Carpolithes*) verwendet man allgemein zur Bezeichnung von Samen, deren Zugehörigkeit zu einem der vorgenannten Formen oder zu einem bestimmten Genus man nicht angeben will oder kann, also auch für mesozoische und känozoische Samen im Gebrauch.

**Guilelmites** H. B. Geinitz. In Übereinstimmung mit anderen Autoren halte ich diese, oft allerdings überraschend samennählichen Gebilde, die ausschen wie größere oder kleinere, öfter radialstreifige runde »Samen«, immer mit glänzender Oberfläche, für Problematika anorganischer Entstehung. Wenn es Samen wären, müßten dieselben gerade in den feinen Schiefern eine ± dicke Kohlenhaut zeigen, die nie vorhanden ist. Sie finden sich sowohl in paläozoischen wie mesozoischen Schiefern. —

Wie vorn bemerkt, hat A r b e r a. a. O. bei seiner Revision der bekannt gewordenen kohlig gehaltenen Samenformen des britischen Karbons eine Neubenennung derselben vorgenommen, deren Notwendigkeit nur teilweise einleuchten dürfte. Wir geben der Vollständigkeit wegen seine neuen Namen hier wieder.

**Schizospermum** bezieht sich auf eine Art von *Trigonocarpus* (*Tr. Noeggerathi* Sternberg).

**Platyspermum** sind Samen von *Rhabdocarpus*-Charakter, und zwar ohne Flügel.

**Cornucarpus** sind die bereits S. 26 erwähnten »zweihörnigen« kleinen Samen, die wahrscheinlich zu *Eremopteris artemisiaefolia* Sternberg gehören.

**Samarospermum** = *Jordania* bzw. *Samaropsis*.

**Microspermum**. Kleine Samen mit nur einer Symmetrieebene.

**Megalospermum** ist ein Same von *Pachytesta*-Charakter, der noch an einem Stiel sitzt.

**Radiospermum** sind Samen mit rundem Querschnitt ohne Rippen oder nur mit Andeutungen solcher, also Samen wie *Lagenostoma*, *Conostoma* usw.

**Neurospermum** (s. o.) sind Samen von anscheinend radiospermem Charakter, die zu *Neuropteris* gehören.

**Pterospermum** Samen mit drei großen dicken Flügeln, wobei der eigentliche Same nur klein ist.

**E. Formen zweifelhafter Verwandtschaft, die mit oder als Fruktifikationen bekannt sind, zum Teil zu den Cycadofilices gehören, zum Teil aber besondere Gruppen darstellen.**

Mit 2 Figuren.

**Aphlebiocarpus** Stur, in Abh. k. k. Geol. R. A. Wien, VIII, II (1877) 304 (Fig. 43). An den Enden verzweigter Spindeln bemerkte man sternförmig gruppierte gelappte Sprei-

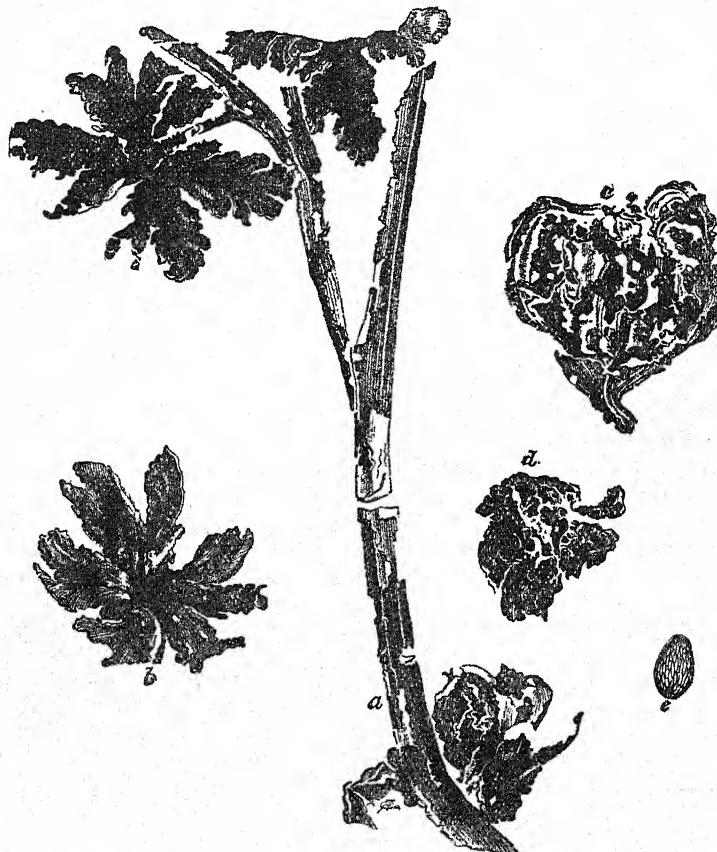


Fig. 43. *Aphlebiocarpus Schützei* Stur, a-d n. Gr. d mit »Sporangien«; e ein solches 5mal vergr. Unt. Oberkarbon, Niederschles. (Nach Stur.)

ten, denen zahlreiche kleine sporangienartige Gebilde oder Samen angeheftet sind. Die wenigen gefundenen Exemplare sehen so aus, als ob sie die Fruktifikation irgendeiner sonst ganz anders aussehenden Pflanze darstellen. Eine Mazeration der Sporangien wäre empfehlenswert. Bisher nur in den Waldenburger Schichten Niederschlesiens.

**Alcicornopterus** Kidston, in Trans. Roy. Soc. Ed. XXXIII (1887) 152 aus dem schottischen Unterkarbon (eine Art wird aus Frankreich angegeben, die aber zu *Calathiops* zu stellen ist) sind ebenfalls rätselhafte Fruktifikationen, die »geweihartig« aussehen (woher der Name stammt), an denen Samen- oder sporangienähnliche Körper hängen. Über die Pflanzen, zu denen sie gehören, ist nichts bekannt.

**Calathiops** Goeppert, Palaeont. XII (1864) 268. Ebenfalls Fruktifikationen mit gabeliger oder unregelmäßiger Verzweigung des Stengels, an denen ebenfalls schopfförmige kleinere oder größere »körbchenartige« Blütenorgane ansitzen, deren einzelne Lappen

schmal-lineal bis breiter lanzettlich sind. Wie oben S. 23 bei *Cardiopteris* hervorgehoben, scheinen diese Fruktifikationen nach den Fundumständen am ehesten zu gewissen Archäopteriden zu gehören. Es ist aber unbekannt, ob es sich um ♂ oder ♀ Fruktifikationen handelt. Kulm, bisher selten (vgl. *Alcicornopterus*).

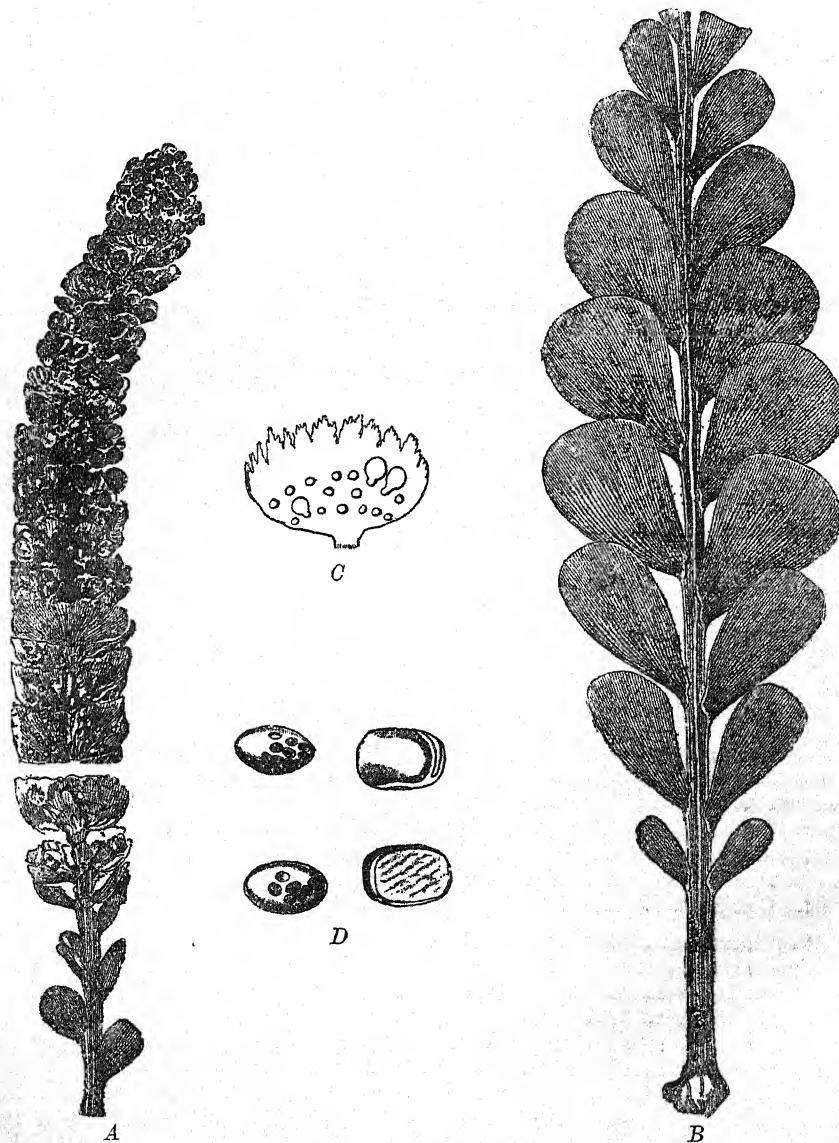


Fig. 44. *Noeggerathia foliosa* Sternb. A Zapfen, B steriler Wedel(-teil). C Zapfenschuppe mit 3 »Sporangien« und Ansatzstellen von solchen. D »Sporangien« (links) mit Sporen darin, 3mal vergr.; rechts einzelne Sporen, stärker vergr. Böhmisches Oberkarbon (Rakonitz). (Nach Stur.)

**Noeggerathia** Sternberg (vgl. bes. Stur Abb. k. k. Geol. R. A. Wien XI, 1 [1885] 9) (mit Ausschluß der von verschiedenen Autoren fälschlich so bezeichneten Blätter, die zu den Cordaiten gehören). Einmal gefiederte, mit fächeradrigen, schief inserierten großen Blättern besetzte Wedel von entfernt *Cardiopteris*- bis *Rhacopteris*-ähnlichem Charakter. Die fertilen Teile der Wedel sind vollständig anders gestaltet und zeigen eine Anzahl von

dicht gestellten, eine Art Zapfen bildenden Sporophyllen, die auf der Oberseite eine Anzahl ellipsoidischer »Fruchtkörper« tragen. Nach Stur enthalten diese im Innern eine Anzahl Sporen (Fig. 44), indes ist die Natur dieser Körper nicht klar; vielleicht handelt es sich in den Sporangien um Samen. Eine Untersuchung des Sturschen Materials mit modernen Hilfsmitteln ist leider noch nicht ausgeführt worden. Die beiden abgebildeten Wedelteile sollen nach Stur übereinander gesessen haben, doch können sie auch gesonderte Teile der gleichen Pflanze darstellen. Von Wichtigkeit ist, daß Sterzel (Abh. Sächs. Akad. [1918] Nr. 5, S. 300) bekanntgemacht hat, daß die ebenfalls *Noeggerathia*-ähnlichen, bisher als *Plagiozamites* bezeichneten, zu den Cycadophyten gestellten Blätter zu *Noeggerathia* gehören; die Auffindung eines fruktifizierenden Stücks, das sich dem Verhalten von *Noeggerathia* anschließt, bestätigt dies. Potonié hatte die vorliegende Pflanze zu den *Cycadofilices* gestellt, wo wir sie ebenfalls provisorisch unterbringen. So eigentlichlich ihr Äußeres, so beschränkt ist ihr Vorkommen. Häufig kamen die Noeggerathien nur in den böhmischen Becken (Radnitz usw.) vor. Nur ausnahmsweise sind Exemplare im sächsischen und einmal im oberschlesischen Karbon gefunden worden.

**Dolerophyllum** Saporta, in C.R. Ac. Sci. Paris, 87 (1878) (*Doleropteris* Grand Eury). Ursprünglich wurden von Goeppert mit diesem Namen echt versteinerte, zusammengerollte Knospen mit dicken Blättern aus dem uralischen Perm bezeichnet, die Goeppert mit Musaceenknospen verglich. Von Saporta und Renault (Fl. Foss. Autun und Epinac [1896] S. 262 ff.) wurden später ausgewachsene Blätter von *Cyclopteris*-Art dazu gerechnet, die aus dem französischen Permokarbon stammten. Weiter hat Renault dazu schildförmige, dicke blattartige Organe gerechnet, die in länglichen (radialstrahlig verlaufenden) Taschen des Mesophylls Haufen von eigentümlichen, großen, längsseptierten Pollenkörnern zeigten. Diese Objekte (*D. fertile* Ren.) fanden sich zusammen mit den dazu gerechneten Blättern von *Cyclopteris*-Arten. Ob all das Zusammengerechnete zusammengehört, ist noch zu erweisen. Die unter der Gesamtbezeichnung vereinigten Fossilien sind jedenfalls sehr merkwürdiger Natur. Die sporenhaltenden Taschen des Mesophylls sind jedenfalls bei keiner anderen lebenden oder früheren Pflanze zu finden. Sollten die ausgewachsenen *Cyclopteris*-Blätter dazugehören, so würden sie wohl öfter nur schwer von den gewöhnlichen *Cyclopteris*-Arten zu trennen sein.

#### F. Organe mit Mikrosorangien, die zu Pteridospermen gehören oder gerechnet werden.

Von solchen war bereits gelegentlich vorne im Text die Rede, wo bei *Lyginodendron* die sogenannte *Crossetheca Hoenninghausi* besprochen wurde; ferner war von den ♂ Organen von *Neuropteris* die Rede (S. 29) wie *Potoniéa*, worauf hier also nicht weiter eingegangen zu werden braucht. Erwähnt war auch schon *Telangium* Benson, das zu Sphenopteriden vom Charakter der *Sphenopteris obtusiloba* usw. gerechnet wurde (S. 24). Hier sollen noch einige Objekte dieser Art besprochen werden, deren Natur aber z. T. nicht klar ist. Dies ist z. B. der Fall bei

**Pterispermstrobus** Stipes, in Canada Geol. Surv. Mem. XLI (1914) 76. So werden verzweigte Achsen genannt, die in geringen Abständen Organe tragen, die geschlossenen Cupulen von *Lagenostoma* oder *Calymmotheca* ähnlich sehen. Die Bezeichnung als -strobus ist irreführend, es sind keine eigentlichen Zapfen, sondern Infloreszenzen, die an *Lagenostoma Sinclairi* Arber erinnern. Die einzelnen Organe konnten nicht näher untersucht werden, man weiß daher nicht, ob es sich um Pollen- oder Samenträger handelt. Ich möchte nach der ebenfalls vorhandenen Ähnlichkeit mit der folgenden *Codonotheca* am ersten an ♂ Organe denken. Die Bezeichnung ist außerdem unglücklich, da die Pteridospermen keine Zapfenträger sind. Hier und da im Karbon.

**Codonotheca** Sellards, in Amer. Journ. Sci. XVI (1903) 87. An einem kurzen Stiele sitzt ein becher- bis glockenförmiges Organ von der Gestalt einer gelappten Cupula (Fig. 42 b), das unten stark fleischig und oben in 6 Lappen geteilt ist, von denen jeder in einer innen verlaufenden Riefe zahlreiche Sporen angeheftet trägt. Die Objekte sollen zu einer *Neuropteris* gehören, die damit zusammen vorkommt, doch ist der Zusammenhang nicht erwiesen. Karbon von Illinois.

**Pterispermotheca** Carpentier, in Rev. Génér. Bot. XXXII (1920) 346. Sporangien von 2,5–3 mm Länge, die am Ende von dünnen Fäden hängen, die zu kleinen Gruppen oder

Bündeln vereinigt sind. Ob diese Formen wirklich zu Pteridospermen gehören, muß dahingestellt sein; an eine Zugehörigkeit zu dieser Gruppe kann man auch für die von Kidston aus dem englischen Karbon beschriebene *Coseleya* denken, die aus einem Gehäuf von kleinen Sporangien besteht, die, ohne daß irgendwelche Spreite sichtbar ist, an Stielen sitzen (Trans. Roy. Soc. Ed. L, I (1914) 97; Foss. pl. carb. rocks Gr. Brit. 4 [1923] 368).

Kidston ist übrigens geneigt, einen großen Teil derjenigen Karbonfarne, die mit ringlosen Sporangien versehen sind, wie sie bisher mit Vorliebe zu den Marattiaceen gerechnet wurden, als Mikrosporangien von Pteridospermen anzusehen. Er geht hiermit nach unserer Auffassung zu weit. Nach den bisherigen Funden hat man noch keine Ursache, an der Farnnatur vieler sporangientragender Blattreste zu zweifeln, die deswegen auch unter den Farnen behandelt werden. Ob diese Formen dagegen zu den Marattiaceen gehören, ist eine andere Frage. Wir möchten vorläufig selbst Formen wie *Urnatopteris* Kidston und *Crossotheca* Stur, bei denen die sporangientragenden Teile keine Spreite zeigen, die also irgendwie an die vorliegende *Pterispermotheca* angeschlossen werden könnten, noch bei den Farnen abhandeln, geben aber die Möglichkeit zu, daß auch Pteridospermenreste darunter sein können. Kidstons weitgehender Standpunkt erklärt sich ja mit dadurch, daß er die Zugehörigkeit einer *Crossotheca* als zu *Lyginodendron* gehörend für zweifellos erwiesen hält, was nach unserer Meinung nicht der Fall ist (S. 11).

**Schützia** H. B. Geinitz (*Dictyothalamus* Goeppert). Mit diesem Namen bezeichnet man Stengel, an denen in zwei Zeilen in geringen Abständen übereinander ungestielte oder kurzgestielte, kätzchenförmige Blüten oder Blütenorgane sitzen, die nur in kohlinger Erhaltung bekannt sind. Sie erinnern am ehesten an gewisse Blütenstände von *Cordaites*, mit denen sie auch die zweizeilige Anordnung der Kätzchen teilen. Schuster (Sitzungsber. Akad. Wien, CXX [1911] 1125) hat Objekte dieser Art nach seinen Angaben im Zusammenhang mit *Walchia*-artigen Zweigen gefunden, und gibt an, daß er auch andere Organe darauf beziehen könne, die er als Samenträger ansieht. Die Zugehörigkeit sämtlicher als *Schützia* bezeichneten Objekte wird aber von den meisten Autoren noch für unsicher gehalten. Schuster hat aus ihnen durch Maceration Pollen bzw. Mikrosporen gewonnen, wonach jedenfalls 3 Organe vorliegen. Ob diese etwa teilweise zu den *Cordaitales* gehören oder auch zu gewissen Coniferen, oder ob auch, was wir annehmen möchten, Pteridospermen in Frage kommen, bleibt ungewiß. Es würde sich wohl verlohnen, diese Objekte neu zu untersuchen. Selten, am häufigsten im Rotliegenden von Braunaau, viel seltener im sonstigen Karbon. *Schützia* scheint z. T. mit *Calathiods* vermengt worden zu sein.

**Plinthiotheca** Zeiller. Eine in ihrer Zugehörigkeit unklare Fruktifikation, die aus einer rundlichen, mit dicker Kohlenschicht bedeckten Schicht besteht, die vielleicht schildförmig gestielt ist, etwa 3,5 m Durchmesser. Sie ist durchzogen von einem Adernaschenetz, das vom Zentrum ausgeht, und ist auf der ganzen Oberfläche dicht bedeckt mit kleinen Kapselchen (ca. 1 mm Durchmesser), die zu vieren nach Art von *Astrotheca* zusammenstehen; jede Gruppe nimmt ein kleines Quadrat ein (vgl. Zeiller, in Mém. Soc. Géol. France, XXI [1899] 54).

## Anhang.

**G. Pflanzen von Farncharakter, meistens mesozoischen Alters, die allermeist zu irgendwelchen Gymnospermengruppen, zum Teil wohl besonderen Familien gehören dürfen, nach den bisherigen Kenntnissen jedenfalls keine Farne sind.**

Mit 3 Figuren.

Im Mesozoikum, jedoch teilweise schon im Perm, treten eine Anzahl von Farnlaubformen auf, die man früher zu den Farnen gerechnet hat, worauf auch die Endung -pteris bei den meisten hinweist, die die meisten Forscher jetzt aber aus den Farnen ausscheiden, einmal weil sich niemals an ihnen Spuren von Sori gefunden haben, die allerdings irrtümlich manchmal angegeben wurden, andererseits weil die Konsistenz, die oft auffallend ledrig Beschaffenheit der Blätter wenig Farnhaftes an sich hat. Zu welchen Familien der Gymnospermen, zu denen diese Blätter gehören müssen, die einzelnen Formen zu rechnen sind, ist unbekannt; bei den meisten hat man gar keine Hinweise auf die Fruktifikationsorgane und bei den wenigen, wo diese vorhanden sind,

genügen sie nicht, um die betreffenden Formen systematisch hinreichend zu charakterisieren. Die Annahme dürfte richtig sein, daß einige davon besondere Familien von Gymnospermen repräsentieren. Man hat wohl versucht, einzelne bei den Pteridospermen unterzubringen, wie z. B. *Cycadopteris*, doch entbehren diese Konstruktionen einer irgendwie genügenden Unterlage. Es bleibt bei dieser Sachlage nichts weiter übrig, als sie hintereinander aufzuführen und auf die möglicherweise vorhandenen gegenseitigen Beziehungen hinzuweisen. Vermöge der ledrigen Konsistenz der Blätter kann man von den meisten gute Mazerationspräparate herstellen.

**Thinnfeldia** Ettingshausen, in Abh. k. k. Geol. R. A. Wien, II, 3, Abt. 4, (1853) 43 (Fig. 45). Wedel meist einmal, seltener zweimal gefiedert, dann stets mit Zwischenfiedern. Fiedern alethopteridisch, an der Basis oft eingezogen. Spreite dickledrig, oft beiderseits



Fig. 45. *Thinnfeldia rhomboidalis* Ettingshausen.  
Nat. Größe. Lias-Rhät von Nürnberg. (Nach  
Gothan.)



Fig. 46. *Dicroidium (Thinnfeldia) odontopterooides* (Morris). Rhät, Südafrika (Stormbergschichten). Nat. Gr. (Nach H. Potonié). Daneben Blättchen in 2/1.

mit Spaltöffnungen, die von einem Kranz konzentrisch gestellter Zellen überwölbt sind. Eng verwandt mit *Th.* sind die als *Pachypteris* Brongn. bezeichneten Formen, deren Aderung früher fälschlich als bloß aus einer Mittelader bestehend bezeichnet wurde. Die *P.*-Arten sind aber meist mehrmals gefiedert und besitzen keine Zwischenfiedern, was einem sehr bequemen Unterschied darstellen würde. Die Arten kommen vor vom Rhät-Lias bis zum mittleren Jura, selten höher und sind in einigen Gebieten recht häufig. Die Amerikaner rechnen mit Unrecht Formen aus der Kreide hierher.

**Dicroidium** Gothan, in Abh. Nath. Ges. Nürnberg XIX (1912) 75. (Fig. 46.) Form, deren Abtrennung von *Thinnfeldia*, unter der sie früher geführt wurde, noch nicht allgemein gutgeheißen wird. Die Blättchen sind mehr odontopteridisch, d. h. ohne Mittelader, und die Wedel sind stets einmal gegabelt mit beblättertem Fußstück. Nur wenige Formen zeigen an den Gabelstücken mehrmalige Fiederung. Die Blättchen sind weniger ledrig als die echten Thinnfeldien, scheinen aber ähnliche Epidermisstruktur zu haben. Sie kommen ausschließlich im Rhät der Gondwana-Gebiete vor (Argentinien, Südafrika, Ostindien, Australien, Neuseeland) und sind für die Gondwanagebiete ebenso kennzeichnend, wie *Glossopteris* u. dgl.

**Stenopteris** Saporta, Pal. fran<sup>c</sup>., I (1873) 290. Ein- bis mehrfachfiedrige Wedel mit dicken, schmalen Blättern, meist nur mit einer Mittelader, die möglicherweise mit *Thinnfeldia* und *Pachypteris* verwandt sind. Seltener Formen im Rhät und Jura. Eine Form (*St. elongata* Carr.) u. a. als Begleitart von *Dicroidium* im oberen Gondwana.

**Dichopteris** Zigno, Flor. foss. form. ool. I (1856). Ziemlich große, einmal gäbliche Wedel mit dicken Blättchen von etwa sphenopteridischer Form und mit Fächeraderung, bis zu gewissem Grade an ein zweimal fiedriges *Dicroidium* erinnernd. Der Typus ist *D. Visianica* Zigno. Als Seltenheit im Lias.

**Scleropteris** Saporta, a. a. O. (1873) 364. Meist fiedrig verzweigte Wedel vom Habitus einer kleinen *Sphenopteris*, ohne Zwischenfiedern, mit dicken Blättern. Lias und Braunjura.

**Zamiopsis** Fontaine, Monogr. U. St. Geol. Surv. XV (1890) 160. Zu dieser Gattung werden von den Amerikanern (Fontaine und Berry) eine Anzahl Formen aus der Unteren Potomac-Formation (= Untere Kreide) gezogen, die einen leidlich umgrenzbaren

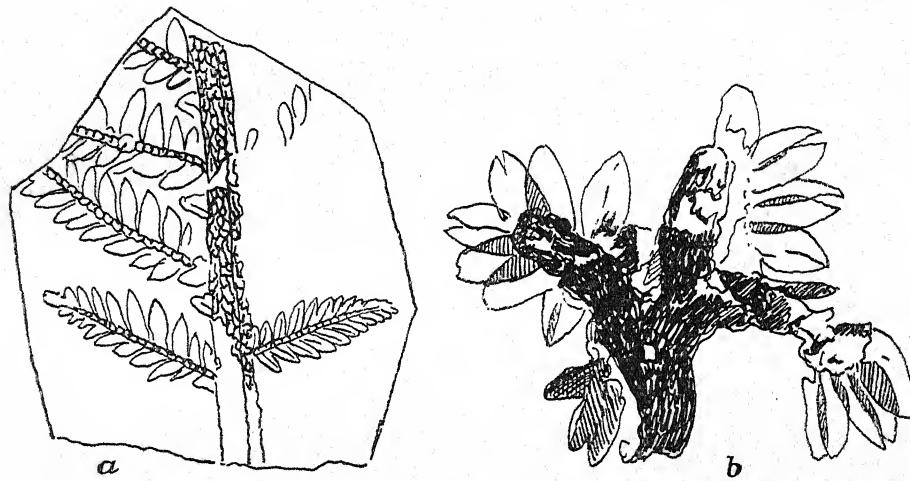


Fig. 47. a *Lepidopteris Ottonis* (Göpp.) Schimper. Rhät, Schonen. b *Antholithus Zeilleri* Nathorst. Rhät, Schonen. (Nach Nathorst-Antevs.)

Formenkreis darzustellen scheinen. Es sind meist zweimal fiedrige Wedel mit ziemlich dicht stehenden, schräg ansitzenden odontopteridischen länglichen Blättchen, deren Charakteristikum darin besteht, daß dieselben nach dem Gipfel zu feinere oder gröbere scharfe Zähne aufweisen. Die ledige Beschaffenheit der Blätter, der Mangel an Sori verweist auch diese Formen zu den Gymnospermen. Von *Ctenopteris*, mit der sie nach den Amerikanern verwandt sein sollen, scheidet sie die stärkere Differenzierung des Wedels, die Zähnelung der Fiedern und der völlige Mangel von Zwischenfiedern.

**Cycadopteris** Zigno und **Lomatopteris** Schimper (Vgl. bes. Hirmer, Palaeontogr. 66 [1924] 127). Über die hierher gehörigen Formen ist neuerdings von Hirmer (Palaeontogr. LXVI [1924] 127) eine klärende Untersuchung ausgeführt worden, wonach beide Gattungen zusammenzuziehen sind. Die Wedel sind einfach oder zweifach gefiedert und zeigen dann Zwischenfiederung. Charakteristisch ist an den Blättchen der dicke Rand, der sehr auffallend ist, wenn die Unterseite der Blätter oder deren Abdruck vorliegt. Bei den meisten Arten ist die Oberhaut des Blattes außerordentlich dick, und sie macht besonders die Dickledrigkeit der Blätter aus. Die Unterepidermis ist rings von einem dicken Rande von der Beschaffenheit der Oberepidermis umgeben; der Rand umgibt entweder ringsum die bedeutend dünneren Unterepidermis, die Spaltöffnungen und dazwischen Haaransätze zeigt; oder manchmal liegen die spaltöffnungsführenden Teile der Unterhaut in schrägverlaufenden Taschen, die zunächst wie Adern aussehen. Einige Formen sind mit *Thinnfeldia* verwechselt worden. Die Arten kommen vom Unteren bis Oberen Jura

vor, sind aber nur stellenweise häufig. Mit dieser Gattung hat man Samen in Verbindung gebracht und auf diese Weise eine Zugehörigkeit zu den Pteridospermen behauptet, was aber als unbewiesen gelten muß.

**Glenopteris** Sellards. Sehr *Thinnfeldia*-ähnliche Formen, bei mehrfacher Fiederung anscheinend auch mit Zwischenfiedern; die Seitenfiedern oft mit einem stark herabgezogenen Basallappen von ledriger Beschaffenheit. Daß die Formen nicht mit *Thinnfeldia* zusammengezogen werden, liegt, abgesehen davon, daß die Epidermisstruktur noch unbekannt ist, daran, daß dieselben im Perm vorkommen, und zwar handelt es sich um isolierte Funde im Perm von Kansas (vgl. Sellards, in Kans. Univ. Quart. IX [1900]).

**Lepidopteris** Schimper (Fig. 47) (Vgl. besonders Antevs, Kgl. Svenska Vet. Ak. Hdl. 51, 7 [1914]). Durchaus farnartig aussehende Wedel; ca. zweimal gefiedert, mit pecticopteridischen, etwas ledrigen Blättern, wenigstens z. T. mit Zwischenfiedern, die Stiele mit dicken Papillen besetzt, die bei der einen Art durch Mazeration noch als Ausstülpungen der Epidermis nachweisbar waren. Diese Papillen hatte Schimper für Schuppen angesehen, worauf sich der Name bezieht. Zu dieser Gattung werden ♂ Blütenstände gerechnet (*Antholithus Zeilleri* Nathorst), die in Schonen massenhaft damit zusammen vorkommen; es sind kleine sternförmig gestellte Sporangien, die bis zu gewissem Grade an *Calymmotheca* erinnern und zahlreiche Pollen enthalten. Eine Art im Mittleren Keuper (*L. Stuttgardiensis* [Jaeger] Schimper); die andere (*L. Ottonis* Goepert) Leitfossil im deutschen und schwedischen Rhät (niemals im Lias).

## 2. Klasse Cycadales.

### Cycadaceae

von

**R. Pilger.**

Mit 35 Figuren.

*Cycadaceae* Lindl. Nat. Syst. (1836) 312.

**Wichtigste Literatur:** L. C. Richard, Comment. bot. de *Conifereis et Cycadeis* (1826). — F. A. G. Miquel, Monographia *Cycadearum* (1842), 82 pp.; Prodromus Systematis *Cycadearum* (1861) 36 pp. — E. Regel, Descr. Plant. IV. *Cycadearum Generum Specierunque Revisio* (1876) 48 pp. — A. De Candolle, *Cycadaceae* in DC. Prodr. XVI. II (1868) 522—547. — A. Braun, Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen, Monatsber. Akad. Wissenschaft. Berlin (1875) 241 bis 377. — G. Bentham, *Cycadaceae* in Benth. et Hook. f. Gen. Plant. III (1880) 443—447. — A. W. Eichler, *Cycadaceae* in E. P. N. Pf. Fam. II. 1. (1887) 6—28. — G. R. Wieland, American Fossil Cycads I. (1906). — J. M. Coulter and Ch. J. Chamberlain, Morphology of Gymnosperms (1910); *Cycadales* p. 91—162; 2. Aufl. (1916).

Weitere Literatur vergl. bei den einzelnen Abschnitten.

**Merkmale.** Blüten zweihäusig, nackt, meist ausgesprochen zapfenförmig oder (bei *Cycas* ♀) aus einem lockeren Aggregat von Fruchtblättern gebildet, terminal oder seitlich am Stammgipfel einzeln oder zu mehreren, groß, zylindrisch, oblong oder eiförmig. ♂ Blüten nur aus Stam. gebildet, die an der Unterseite zahlreiche Sporangien (Pollensäcke) tragen, Stam. schuppenförmig, keilförmig, mit steriles Ende, flach oder am Ende schildförmig; Sporangien in Gruppen (Sori), ellipsoidisch oder fast kugelig, sitzend oder kurz gestielt, mit Längsriss aufspringend. ♀ Blüten meist dicker als die ♂, aus offenen Carp. gebildet, die seitlich meist zwei, selten (*Cycas*) 4—10 Samenanlagen tragen; Carp. schuppenförmig, ganzrandig oder (bei *Cycas*) am sterilen Ende eingeschnitten, flach und in eine Spitze ausgezogen oder mit schildförmigem Endteil; Samenanlagen geradläufig, sitzend, mit einem dicken Integument; Samen steinbeerenartig, Samenschale mit fleischiger Außen- schicht und harter Mittelschicht; Nährgewebe fleischig-mehlig; Embryo axil, gerade, an knäuelig aufgewickeltem Träger (Suspensor) befestigt; Kotyledonen zwei, oberwärts verwachsen. — Holzgewächse mit gummösem Saft, knollen- oder säulenförmigem, unterirdischem oder oberirdischem, meist unverzweigtem Stamm und dicht gedrängten, großen,

einfach, selten doppelt gefiederten, starren Laubblättern (Wedeln); mit der Formation der Laubblätter regelmäßig abwechselnd eine Formation von schuppenförmigen Niederblättern, die die Laubblätter in der Knospe decken. Ungefähr 85 Arten in den Tropen und Subtropen der alten und neuen Welt.

**Vegetationsorgane.** **Wurzel.** Die primäre Wurzel ist am Embryo noch nicht vorhanden, sie entsteht erst, wenn das Hypokotyl aus dem Samen ausgetreten ist (vergl. Keimung); dann entwickelt sie sich zu einer dauernden starken Pfahlwurzel, an der Seitenwurzeln von gewöhnlicher Form entspringen. Außerdem kommen noch dichotomisch verzweigte kurze Seitenwurzeln vor, die nahe der Oberfläche entspringen; sie sind negativ geotropisch und können über die Erdoberfläche emporwachsen; am oberen Ende sind sie kurz, reichlich gedrungenbüschelig verzweigt und bilden so koralenförmige dichte Köpfchen, die oft rasenweise den Boden um den Stamm herum überziehen (Fig. 49). Über die endophytischen Algen und Pilze in diesen Wurzeln vergl. unter Anatomie.

**Stamm.** Bei einer größeren Anzahl von Arten bleibt der Stamm dauernd knollen- oder rübenförmig und ist ± unterirdisch, so vielfach bei *Zamia*-Arten (Fig. 50), die überhaupt zu den kleineren Formen der Cycadeen gehören. Bei *Bowenia spectabilis* ist der rübenförmige unterirdische Stamm fast 1 m lang und teilt sich auch unter der Erde in mehrere, bis 4—5 Zweige, die alle Blätter und Zapfen tragen (Fig. 51); bei der verwandten *B. serrulata* trägt der dick runkelrübenförmige Stamm am oberen Ende 5—20 dünne Zweige, die die Erdoberfläche erreichen oder noch etwas über diese hervorkommen; bei beiden Arten gehen die Zweige aus Knospen am Ende des Hauptstammes hervor. Ähnlich ist der Stamm bei *Stangeria paradoxa*, bei der auch einige unterirdische Äste gebildet werden.

Meist aber entwickelt sich in späterem Alter ein säulenförmiger, normal unverzweigter, palmenähnlicher Stamm, der am Ende eine Krone von Blättern trägt und mit den Resten der Blätter bedeckt ist. Die Höhe, die schließlich vom Stamm erreicht werden kann, ist bei den Arten sehr verschieden, meist sind es nur wenige Meter; die hochwüchsige bekannte Art ist die australische *Macrozamia Hopei* mit bis 18 m Stammhöhe; *Encephalartos Laurentianus* und *Microcycas calocoma* werden bis 10 m hoch, annähernd ebenso hoch einige *Cycas*-Arten (Angaben über noch größere Höhe bei *Cycas*-Arten sind zweifelhaft); *Encephalartos Hildebrandtii* erreicht 6 m Höhe. Charakteristisch ist für viele Cycadeen die Schuppenpanzerung des Stammes, die von den persistierenden Niederblättern und Laubblattfüßen gebildet wird. So bleibt bei *Ceratozamia*, *Encephalartos*-Arten, *Dioon edule*, *Macrozamia Moorei*, *Cycas revoluta* und anderen der Schuppenpanzer zeitlebens erhalten; man kann auch am älteren Stamm jede Blattbasis bis zum Grunde des Stammes unterscheiden. Bei *Cycas circinalis* und *C. Rumphii* persistieren die Blattfüße lange Zeit, schließlich aber werden sie ganz abgeworfen; zunächst bleiben die Grundflächen als rautenförmige Felder übrig, dann verschwinden auch diese, und es

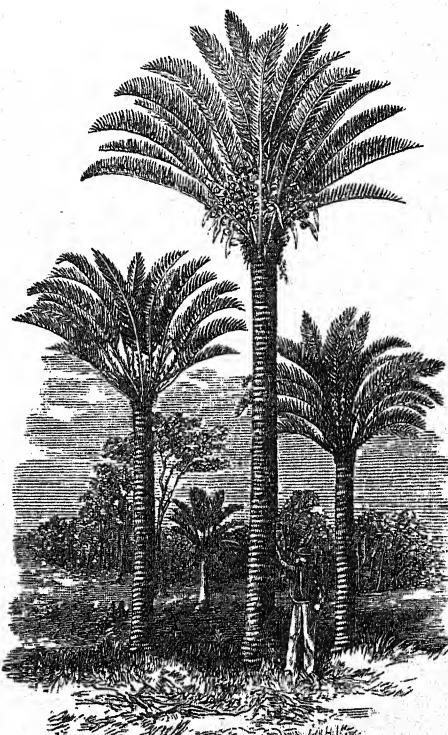


Fig. 48.

Fig. links: *Cycas Normanbyana*. Die beiden Fig. rechts  
*Cycas media*. (Nach F. Müll. Fragm. Phyt. Austr.  
Bd. VIII; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 6.)

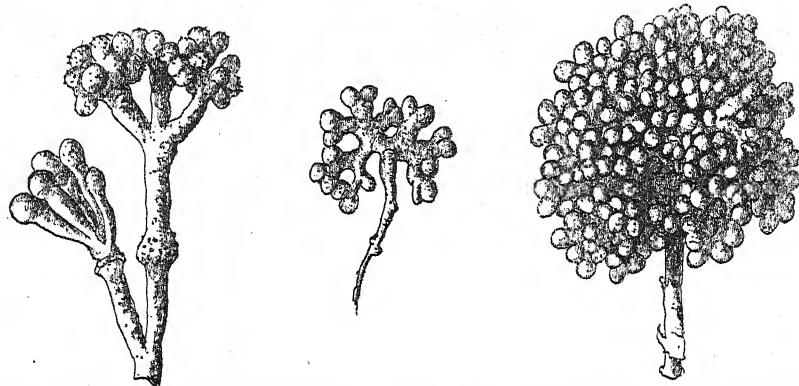


Fig. 49. Dichotomisch verzweigte Wurzeln von *Encephalartos Hildebrandtii*. (Nach J. Schuster.)\*)

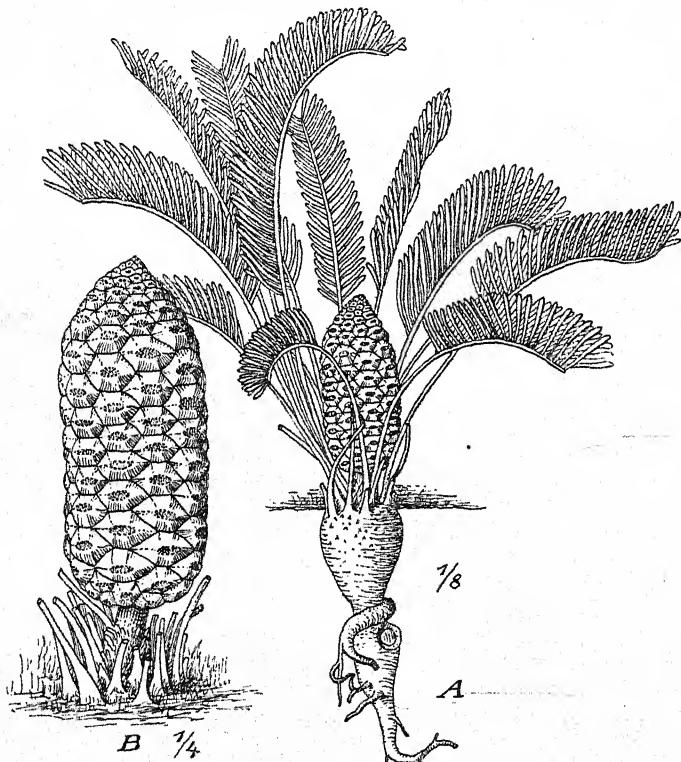


Fig. 50. *Zamia floridana*. A Pflanze in  $\frac{1}{8}$  Größe; der Stamm unterirdisch, am Grunde in die primäre Wurzel ausgehend, der obere blatt- und zapfentragende Teil sekundär. B Zapfen an der Erdoberfläche die Blätter abgeschnitten. (Nach Wieland, American Fossil Cycads p. 193.)

entsteht eine unregelmäßige, schwammig korkige, etwas rissige Oberfläche; ähnlich verhält sich *Dioon spinulosum*. *Microcycas* hat im höheren Alter eine Borke, die den Stamm

\*) Die mit J. Schuster bezeichneten Figuren sind von Herrn Dr. J. Schuster aus seiner noch unveröffentlichten monographischen Bearbeitung der Cycadaceen zur Verfügung gestellt worden.

etwa einem *Pinus*-Stamm gleichen läßt; der jüngere Stamm zeigt Ringe in Abständen, die die Stelle früherer terminaler Knospen andeuten; diese verschwinden schließlich an älteren Exemplaren im unteren Teil.

Im Gegensatz zu den Arten mit gepanzertem Stamm stehen diejenigen, bei denen die Blätter vollständig abgestoßen werden, so daß der Stamm eine ± glatte Oberfläche erhält; hierher gehören *Stangeria* und *Zamia*.

Schon oben wurde erwähnt, daß die unterirdischen Stämme von *Bowenia* und *Stangeria* verzweigt sind; ebenso sind die kurzen Stämme von *Zamia* oft mit einzelnen oder mehreren Ästen versehen. Bei säulenförmigen Stämmen, die normal unverzweigt sind, kommt gelegentlich eine Art gabelige Verzweigung vor, so daß der Stamm sich in gleichwertige Äste teilt (*Microcycas*, *Dioon* und andere). Eine stärkere Verzweigung zeigen die in den Gärten Japans kultivierten Exemplare von *Cycas revoluta*, besonders Zwergformen, und zwar kann hier eine Art Hauptstamm vorhanden sein, von dem gewundene Äste ausgehen, oder der Stamm kann mehrfach geteilt sein bis zur Auflösung in ein buschiges reich verzweigtes System. An den Stämmen finden sich zahlreiche zwiebelförmige kleine Knospen, die hie und da zu Seitentrieben auswachsen. Diese Knospen sind aber nach der Untersuchung von M. C. Stopes\*) keine normalen axillären Knospen, sondern Adventivknospen, die bei älteren Pflanzen zu jeder Zeit und in ganz unregelmäßiger Verteilung auf dem unteren noch lebenskräftigen Teil der persistierenden Blattbasen, und zwar gewöhnlich auf deren Oberseite, entstehen. Gelegentlich werden an diesen Knospen auch kurze Wurzeln erzeugt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß in den meisten Fällen von verzweigten Cycadeen-Stämmen der Ursprung der Zweige auf solche Adventiv-Knospen zurückzuführen ist, wobei bei starker Entwicklung der Triebe diese mit dem Hauptstamm rivalisieren können. So berichtet Chamberlain auch von *Dioon edule*, daß Knospen wie bei *Cycas revoluta* vorkommen; diese finden sich gelegentlich nahe der Basis alter Stämme, und nahe dem Gipfel sind sie sehr häufig; einige der Knospen wachsen zu gut entwickelten Blattkronen heran. Derartige Knospen können zur Vermehrung benutzt werden. Bei *Encephalartos* sind die Stämme nur gelegentlich verzweigt, doch können nach Marloth die meisten Arten Triebe aus dem unterirdischen Teil des Stammes hervorbringen, die Gruppen von Pflanzen die Entstehung geben. Solche Triebe können wie Stecklinge verpflanzt werden.

Bemerkenswert ist die Lebensfähigkeit der Stämme. So berichtet Marloth von Stämmen von *Encephalartos Altensteinii*, die vier Jahre lang gelegen hatten und nach Auspflanzen im nächsten Sommer neue Blätter hervorbrachten.

Über sympodialen oder monopodialen Aufbau des Stammes vergl. bei Blüte und Anatomie.

Blatt. Bei den Cycadeen lassen sich zwei Formationen von Blättern unterscheiden, Niederblätter und Laubblätter. Sie stehen in spiraler Ordnung (nach Divergenzen der sogenannten Hauptreihe\*\*) und bedecken den Stamm so dicht, daß keine freie



Fig. 51. *Bowenia spectabilis*. Der Stamm unter der Erde in 3 Äste geteilt, die Blätter tragen; die Linie deutet die Erdoberfläche an. Nach einem kultivierten Exemplar. (Nach J. Schuster.)

\*) M. C. Stopes: Adventitious budding and branching in *Cycas* (The New Phytologist IX [1910] 235—241).

\*\*) Vergl. A. Braun, Gymnos. d. Cycad. p. 319.

Oberfläche zwischen ihnen übrig bleibt. Die beiden Formationen folgen sich im periodischen Wechsel; einer Reihe von Laubblättern geht stets eine meist beträchtlich größere Anzahl von Niederblättern voraus, die die Laubblätter in der Knospe bedecken; die aufeinanderfolgenden Perioden sind durch eine meist 1 Jahr, zuweilen auch länger dauernde Ruhepause getrennt. Innerhalb einer Wachstumsperiode entfalten sich die Blätter meist alle gleichzeitig, seltener einzeln nacheinander (*Zamia*, Arten von *Macrozamia*). Die den Stammgipfel bedeckenden Laubblätter gehören alle einer Wachstumsperiode an, oder die Beblätterung kann, wie bei *Ceratozamia mexicana* oder *Dioon* aus zwei Schüben bestehen, einem frischen und hellgrünen und einem älteren dunkelgrünen.

Der Wechsel zwischen Laubblättern und Niederblättern beginnt schon bei der keimenden Pflanze, indem die Niederblätter sich direkt an die Keimblätter anschließen oder aber ein Laubblatt vorausgeht, dem dann die ersten Niederblätter folgen.

Die Niederblätter sind nichts anderes als Laubblätter, deren Spreite frühzeitig verkümmert ist, und die sich auch im Scheideteil schwächer ausgebildet haben. Sie sind schuppenförmig, schmal oder breiter dreieckig, ± zugespitzt, bald dick und hartfleischig, zuletzt holzig (z. B. *Encephalartos*), bald mehr lederartig oder hautartig (z. B. *Zamia*); bei den meisten Arten von *Macrozamia* lösen sich die häutigen Schuppenblätter allmählich in Fasern auf. Ebenso wie die Blattbasen können die Schuppenblätter nach Verlust der bald vertrocknenden Spitze erhärtend stehenbleiben und zum Panzer des Stammes beitragen, oder sie fallen bei ungepanzerten Stämmen ganz ab.

Die Laubblätter (auch Wedel genannt) stehen bei den stammbildenden Formen in einer Krone gedrängt am Stammgipfel. Diese Krone ist bei alten Stämmen oft prachtvoll entwickelt und kann bis 100 Blätter enthalten (z. B. *Macrozamia Moorei*, *Cycas*- und *Encephalartos*-Arten). Meist ist die Zahl geringer, bei einigen Gattungen werden gleich-

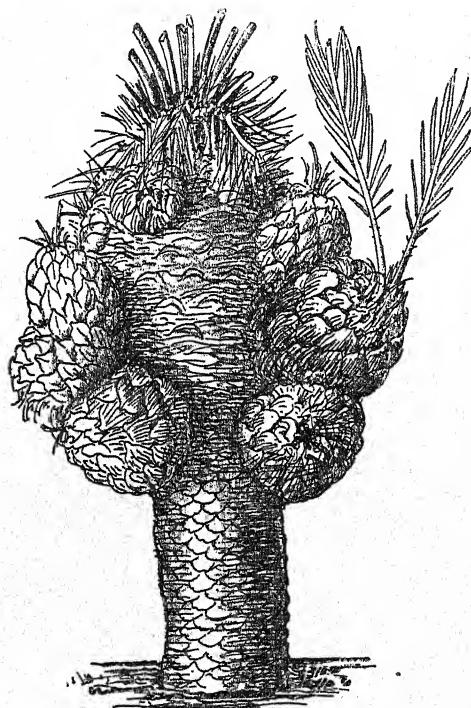


Fig. 52. Verzweigter Stamm von *Cycas revoluta*. (Nach J. Schuster.)

zeitig überhaupt nur wenige Blätter entwickelt (*Stangeria*, *Bowenia*, *Zamia*-Arten). Sehr kleine Formen von Blättern besitzen einige *Zamia*-Arten, meist sind die Wedel ansehnlich und reichgefiedert, bei *Macrozamia Peroffskyana* und *Cycas Thouarsii* werden sie bis 3 m lang, bei *Cycas circinalis* bis 2½ m.

Die Blätter sitzen mit scheibenförmig verbreitertem und ± verdicktem Grunde dem Stamm an. Diese Basalteile bleiben, wie oben erwähnt, bei vielen Formen nach Abfall der Blätter am Stamm stehen und erzeugen die Panzerung des Stammes. Bei *Ceratozamia* hat der Basalteil des Blattes am oberen Rande jederseits einen nebenblattähnlichen Seitenzipfel, dessen Innenrand ± auf die Vorderfläche des Basalteiles hereingreift. Auch die Niederblätter sind hier zum Teil dreispitzig.

Von dem Basalteil aus geht das Blatt zu einer kräftigen Rhachis über, die unten einen kürzeren oder längeren Blattstiel darstellt und im oberen Teil die Fiedern trägt. Der Blattstiel kann bestachelt sein (*Zamia*-Arten) oder auch Dornen tragen, die aus den umgewandelten unteren Blattfiedern hervorgegangen sind (*Cycas*-Arten). Nur bei *Bowenia* ist das Blatt doppelt locker gefiedert, die primäre Rhachis endet blind, die sekundäre Rhachis endet mit einem Endblättchen; sonst stehen überall die Fiedern in zwei Reihen

längs der Hauprhachis des Wedels. Die Fiedern entspringen rechts und links an der Oberseite der Rhachis, gewöhnlich in zwei Furchen, die durch eine meist breite Mittelrippe gesondert sind, nach abwärts in den Blattstiel sich verlieren, nach der Spitze des Blattes zu mitunter in eine zusammenlaufen. In diesen Furchen sitzen die Fiedern bald mit breiter, bald mit  $\pm$  zusammengezogener und dann schwielig verdickter und gegliederter Basis auf, selten sind sie mit wirklichen Stielchen versehen (*Zamia Wallisi*). Die Fiederrung ist meist paarig mit rudimentärem, oft als Stachelspitze entwickeltem Rhachis-Ende, doch verbreitert sich dieses auch gelegentlich zu einem Endblättchen (*Cycas circinalis*, *Stangeria*). Die seitlichen Fiedern stehen bald opponiert, bald  $\pm$  abwechselnd, ohne sonderliche Konstanz bei den einzelnen Arten. Ihre Zahl wechselt von einigen wenigen (*Zamia*-Arten) bis zu 100 und darüber (*Macrozamia Peroffskyana* u. a.) auf jeder Seite;

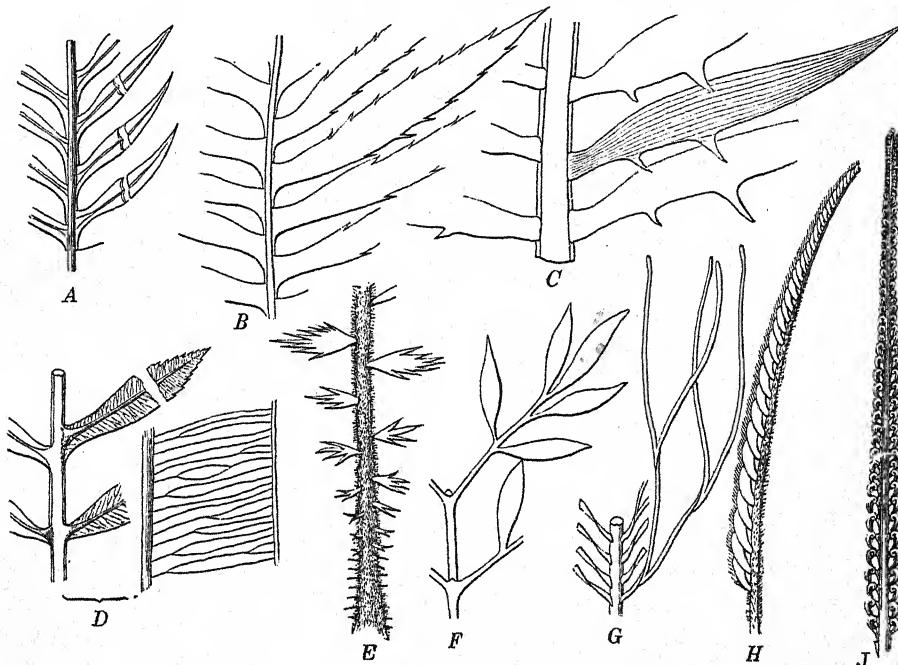


Fig. 53. Rand, Nervatur, Ansatz und andere Einzelheiten der Cycadeen-Fiedern oder -Blätter: A *Cycas revoluta*, B *Dioon spinulosum*, C *Encephalartos horridus*, D *Stangeria paradoxoa*, E *Enc. villosus*, unterer Teil des Blattes, F *Bowenia spectabilis*, G *Macrozamia heteromera*, H *Ceratozamia mexicana*, Knospenlage, J dessgl. von *Cycas revoluta*. Alles verkleinert, nach der Natur. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 8.)

bei jüngeren oder schwächeren Exemplaren ist sie, wie auch die Länge des ganzen Blattes, geringer als bei voll entwickelten, am ersten Blatt der Keimplanze sind oft nur wenige Fiedern entwickelt.

Noch sei erwähnt, daß die Fiedern an der Rhachis  $\pm$  hinab- und auch ein wenig hinaufzulaufen pflegen. Bei *Cycas* und *Dioon* erfolgt das Hinablaufen bis zu den nächst unteren Blattchen, hinter denen dann der herabkommende Saum verschwindet.

Die Fiedern wechseln in ihrer Gestalt vom schmal linealischen bis zum oval-eiförmigen, am häufigsten sind sie linealisch-lanzettlich, dabei oft schief oder sichelförmig; sehr schmal linealisch und oft fast drehrund sind z. B. die Fiedern bei *Macrozamia Paulo-Guilelmi*, am breitesten bei einigen *Zamia*-Arten. Ihre Größe ist gleichfalls sehr verschieden; bei *Zamia pumila* sind sie nur 3–5 cm lang, bei einzelnen Arten erreichen sie dagegen  $\frac{1}{2}$  m an Länge (*Macrozamia Peroffskyana*), Fiedern linealisch-lanzettlich, *Zamia Ulei*, Fiedern sichelförmig, z. *Wallisi*, Fiedern oval-eiförmig, *Cycas circinalis*, Fiedern bis 30 cm lang, linealisch-lanzettlich). Die Konsistenz ist lederartig in verschiedenen Modifikationen, meist sind die Fiedern starr, am stärksten ausgeprägt bei *Encephalartos*-Arten. Die Farbe

ist reingrün, seltener glauk (*Encephalartos horridus*). Im Jugendzustand sind die Blätter häufig mit einer zottig-filzigen Behaarung versehen, die nachher meist völlig verschwindet. Die Fiedern sind entweder völlig ganzrandig oder aber mit Zähnen versehen, die namentlich nach der Spitze zu häufig sind und oft in scharfe Dörnchen auslaufen; bei einigen *Encephalartos*-Arten (z. B. *E. horridus*) finden sich am Unterrande der Fiedern 1—3 große lappenartige Zähne (Fig. 53 C). Nur bei wenigen Formen sind die Fiedern stärker zerteilt eingeschnitten; so zeichnet sich *Cycas Micholitzii* durch die ein- bis zweimal tief dichotomisch eingeschnittenen Blattfiedern aus und bei *Macrozamia heteromera* sind die Fiedern bis fast zum Grunde dichotomisch in 4—8 schmale Segmente geteilt (Fig. 53 G). Gelegentlich tritt solche Teilung auch bei einzelnen Formen von Arten mit sonst ungeteilten Fiedern auf (*Macrozamia spiralis* var. *diplomera*).

Sehr eigenartig ist die Nervatur der Blattfiedern, die nur noch bei einzelnen anderen Gymnospermen in ähnlicher Weise wiederkehrt; die Nervatur mit ihren konstanten Typen ist auch innerhalb der Familie systematisch von großer Bedeutung. Drei Eigentümlichkeiten sind besonders hervorzuheben: das Fehlen der Anastomosenbildung (gelegentliches Auftreten solcher nur bei *Stangeria*), die Häufigkeit der dichotomen Teilung, die Gleichwertigkeit sämtlicher Nerven (mit Ausnahme von *Stangeria*).

Bei *Stangeria* (Fig. 53 D) ist ein Mittelnerv vorhanden, von dem fiedrig zahlreiche Seitennerven fast senkrecht ausgehen, die ungeteilt bleiben oder sich 1—2mal dichotomisch teilen können. Bei der Gattung *Cycas* fehlen die Seitennerven, es ist nur ein Mittelnerv vorhanden. Bei den übrigen Gattungen sind die Blattfiedern von ± zahlreichen parallelen oder bogigen, ungeteilten oder gabelig geteilten Längsnerven durchzogen. Ungeteilt bleiben die Nerven bei *Dioon*; hier treten bis zu 15 Nerven gesondert aus der Spindel hervor und gehen parallel bis zur Spitze hindurch. Sonst findet meist 1—3malige Gabelteilung statt und zwar um so reichlicher, je mehr sich die Blättchen nach oben verbreitern. Nach A. Braun unterscheidet man z. B. bei *Encephalartos Hildebrandtii* am Grunde der Fieder 4 Nerven, in der halben Länge derselben 15—18, bei *E. Altensteinii* unten 8, in der Mitte ungefähr 24, bei *Zamia Skinneri* am Grunde 6, in der Mitte 24. Bei letzterer Art treten auf dem ganzen Umfang 36—38 Nervenenden in den Rand ein, bei *Zamia furfuracea*

Fig. 54. Blatt von *Bowenia* in der Knospenlage.  
(Nach J. Schuster.)

bis 62, bei *Zamia Wallisii* bis 72. Bei *Bowenia* tritt ein einziger Nerv in jede Fieder ein, durch dessen wiederholte Teilung 32 oder mehr Nervenenden entstehen, von denen jedoch nur 4 das stark zugespitzte Ende erreichen.

Von besonderem Interesse ist auch die Knospenlage des Blattes und der Fiedern; es kommt hier verschiedentlich Einrollung vor, die an die Farne erinnert, ohne daß jedoch völlige Übereinstimmung herrscht. Bei *Cycas* ist in der Knospenlage die Rhachis des Blattes gerade ausgestreckt, während die einzelnen Fiedern eingerollt sind (Fig. 53 J). Bei *Stangeria* ist das Blatt eingebogen; der obere Teil mit den entstehenden Fiedern ist scharf gegen den Stiel zurückgebogen und streckt sich allmählich mit der Verlängerung der Rhachis; jede einzelne Fieder ist nach Smith in der Knospenlage längs eingerollt. Ebenso ist diese Einrollung bei *Bowenia* vorhanden. Bei den anderen Gattungen ist dagegen meist das ganze Blatt sowohl wie seine Teile gerade gestreckt; die Fiedern legen sich in der Knospenlage flach aneinander (Fig. 53 H); sie decken sich dabei teilweise, und zwar von oben nach unten (oberschlächtige Deckung, d. h. vom Rücken aus geschen deckt der untere Rand der Fiedern den oberen Rand der vorausgehenden). A. Braun weist darauf hin, daß diese Art der Deckung ein besonders bemerkenswerter Charakter der Cycadeen ist, der sonst nur selten vorkommt, so unter den Farne bei *Botrycium*.

#### Anatomie der Vegetationsorgane.

Wichtigste Literatur: H. von Mohl, Über den Bau des Cycadeenstammes. Vermischte Schriften botan. Inhalts (1845) 195—211 (umgearb. aus Abh. K. bayr. Akad. München 1832). — G. Mettenius, Beiträge zur Anatomie der Cycadeen, Abh. K. Sächs. Ges. d. Wissensch. VII

(1861) 565—608, mit 5 T. — J. Reinke, Beiträge zur Kenntnis der Gymnospermen-Wurzel. Morph. Abhandl. Leipzig 1873. — H. Graf zu Solms-Laubach, Die Sproßfolge der *Stangeria* und der übrigen Cycadeen, in Bot. Zeit. XLVIII (1890) 177—187, 193—199, 209—215, 225—228. — W. C. Worsdell, The Anatomy of the stem of *Macrozamia* compared with that of other genera of Cycadaceae, in Ann. of Bot. X (1896) 601—620, T. 27—28. — D. H. Scott, The anatomical characters presented by the peduncle of Cycadaceae, in Ann. of Bot. XI (1897) 399—419, T. 20—21. — Charles J. Chamberlain, The adult Cycad Trunk, in Bot. Gaz. LII (1911) 81—104, 20 Textfig. — Ward L. Miller, Polycyclic stem of *Cycas media*, in Bot. Gaz. LXVIII (1919) 208—221. — H. W. Pearson, Anatomy of the Seedling of *Bowenia spectabilis*, Hook. f., in Ann. of Bot. XII (1898) 475—490, T. 27—28. — Reinhardt Thiessen, The vascular anatomy of the seedling of *Dioon edule*, in Bot. Gaz. XLVI (1908) 357—389, T. 23—29. — Helen A. Dorety, The seedling of *Ceratozamia*, l. c. 203—220, T. 12—16; Vascular anatomy of the seedling of *Microcycas calocoma* l. c. XLVII (1909) 139—147, T. 5—6; Embryo and seedling of *Dioon spinulosum* l. c. LXVII (1919) 251—257, T. 10—11. — J. Reinke, Zwei parasitische Algen, in Bot. Zeit. XXXVII (1879) 473—478. — Albert Schneider, Mutualistic symbiosis of algae and bacteria with *Cycas revoluta*, in Bot. Gaz. XIX (1894) 25—32. — A. C. Life, The tuber-like rootlets of *Cycas revoluta*, in Bot. Gaz. XXXI (1901) 265—271. — Franz Zach, Studie über Phagocytose in den Wurzelknöllchen der Cycadeen, in Öst. Bot. Ztschr. LX (1910) 49—55, T. 2. — G. r. Kraus, Über den Bau der Cycadeenfiedern, in Jahrb. Wissensch. Bot. IV (1865—66) 305—348, T. 19—23. — A. Nestler, Ein Beitrag zur Anatomie der Cycadeenfiedern, l. c. XXVII (1895) 341—368, T. 11—14. — H. Matte, Recherches sur l'appareil libéro-ligneux des Cycadées, Caen. 23 pp., T. 1—16. — W. C. Worsdell, On »Transfusions-tissue«: its origin and function in the leaves of gymnospermous plants, in Trans. Linn. Soc. II. Ser. V (1897) 301—319. — H. Feustel, Anatomie und Biologie der Gymnospermenblätter, in Beih. Bot. Centralbl. XXXVIII. 2. Abt. (1921) 177—257.

**A n a t o m i e d e s S t a m m e s.** Im Gegensatz zu den Coniferen besitzt auch der erwachsene Stamm bei den Cycadeen ein stark entwickeltes Mark und eine dicke Rinde, während die Zonen des Xylems und Phloems, die durch Cambium getrennt sind, relativ schmal sind. Durch die breiten Markstrahlen, die die einzelnen Xylem-Teile trennen, ziehen sich Gefäßbündel hindurch, die durch die Rinde verlaufend in die Blattbasen eintreten; diese Blattspurbündel können mit den Xylem-Teilen kommunizieren und stellen so eine direkte Verbindung zwischen der Bündelzone und den Blättern her. Das Vorhandensein von Blattlücken im Bündelzylinder ist ein Charakter, der auf phylogenetische Beziehungen zu den Farnen oder *Cycadofilices* hinweist. Im Gegensatz zu der letzteren Gruppe wird aber bei den Cycadeen im Stamm kein zentripetales Holz entwickelt; über das Auftreten desselben in den Blattspurbündeln vgl. weiter unten.

Die dicke Rinde wird außen von einem borkebildenden Periderm umschlossen.

Im Parenchym des Markes tritt oft in reichlicher Menge Stärke auf. Ferner finden sich Gummikanäle, die ein Netzwerk im Mark bilden; solche sind ebenfalls in der Rinde vorhanden und beide Systeme anastomosieren durch die breiten Markstrahlen hindurch. Die Gummigänge sind von einem Epithel längsgestreckter dünnwandiger Zellen umgeben; diesem Epithelring schließt sich ein zweiter Ring etwas derberer quergestreckter Zellen an. Der Inhalt der Gänge entsteht durch Verschleimung der an den Gang grenzenden Membranschicht. Bei *Macrozamia* und *Encephalartos* sind markeigene Gefäßbündel nachgewiesen worden, die anastomosierend in verschiedenen Richtungen das Mark durchziehen. Die Lage von Xylem und Phloem variiert bei ihnen in bezug auf den Stammumfang. Dagegen besteht eine feste Orientierung zu dem die Bündel begleitenden Netzwerk von Gummikanälen; diesen ist stets das Phloem zugekehrt. Während die Gummikanäle, wie erwähnt, durch die Markstrahlen mit denen der Rinde in Verbindung stehen, treten die markeigenen Bündel nicht in die Rinde ein, sie bilden ein kaulines selbständiges System. In der Nähe der Stammspitze sind nur Gummikanäle vorhanden, die Markbündel bilden sich erst allmählich später heraus.

Eine ganz andere Bedeutung haben die markständigen Bündelspuren (Fig. 55), die sich meistens bei den Cycadeen finden, wenn sie geblüht haben; diese sind eine Folge des sympodialen Aufbaues des Stammes (vgl. unter »Blütenverhältnisse«). Ihr Verlauf ist von Graf Solms-Laubach zuerst ausführlich bei *Stangeria* beschrieben worden.

Treibt der Stamm einen terminalen Zapfen, so geht die Stammbündelzone, sich kegelförmig verengend, in den Zapfenstiel über; bei weiterem Wachstum wird dieser zur Seite gedrängt, während sich der Stamm sympodial fortsetzt; der Bündelkreis der Stammverlängerung umgibt allmählich den sich ± nach der Horizontale neigenden Kegel der Zapfen-

stiell-Bündel und umscheidet ihn gewissermaßen. Auf Querschnitten durch ältere Stammteile zeigen sich dann »markständige« Gefäßbündel innerhalb des normalen Bündelringes; dieser ist an der Stelle unterbrochen, wo der Kegel in den Zapfenstiell-Rest austritt. Solche Stellen folgen an älteren Cycadeen-Stämmen oft dicht aufeinander. Der Zapfen beendet also dann immer das Wachstum einer Achse, nachdem sie vorher Laubblätter oder Schuppen hervorgebracht hat, die Sporophylle sind nur eine Krone stark metamorphosierter Blätter. Sobald ein Zapfen sich zu entwickeln beginnt, entsteht dicht an seinem Stiele ein neues Meristem, das den Stamm fortsetzt. Eine Ausnahme von dem eben beschriebenen Verhalten machen *Cycas*, *Macrozamia* und *Encephalartos*, bei welchen Gattungen die erwähnten kegelförmigen Gebilde fehlen; bei *Cycas* stehen die Sporophylle in einer lockeren Krone wie die Laubblätter und das wachsende Ende geht nicht in einen Bündelkegel über, sondern bleibt meristematisch; hier ist also die Blüte wirklich terminal und wird durchwachsen, bei *Macrozamia* und *Encephalartos* sind die Blüten lateral.

Die das starke Mark umgebenden kollateralen Gefäßbündel bilden durch ihre seitliche Vereinigung ein Netz, dessen Maschen von den Markstrahlen ausgefüllt werden. Das Xylem zeigt sich auf Querschnitten als ein das Mark umgebender Ring, der durch die breiten primären Markstrahlen in keilförmige Abschnitte zerfällt; daneben finden sich im Xylem schmale (2–4 Zellreihen breite und bis 50 Zellen hohe) sekundäre Markstrahlen. Das sekundäre Phloem ist gut entwickelt und korrespondiert mit den Xylemteilen; auch späterhin bleibt davor das zusammengedrückte primäre Phloem sichtbar. Im allgemeinen ist der sekundäre Zuwachs nicht bedeutend; als Beispiel seien die Zahlen für einen Stammquerschnitt von *Dioon edule* nach Chamberlain gegeben: Mark 6,9 cm, Xylem 1,5 cm, Phloem 8 mm, Rinde 3,2 cm, Blattbasenregion 1,5 cm; bei einem Stammquerschnitt der *Macrozamia Moorei* von 45 cm Durchmesser betrug die Zone des Xylems und Phloems nur 5 cm. Doch wird bei einzelnen Arten auch ein stärkerer Holzring entwickelt, so nach Chamberlain bei *Dioon spinulosum*, bei welcher Art an einem Exemplar das Holz 10 cm Breite erreichte, während das Mark 8 cm Durchmesser hatte. Hier sind auch deutliche Zuwachsringe zu unterscheiden, die mit der Bildung von Kronen oder Zapfen im Zusammenhang stehen; die Zahl der Jahre ist aber danach nicht festzustellen, da Kronen und Zapfen zusammen oder einzeln im Jahr gebildet werden; andere Cycadeen lassen keine Wachstumsringe erkennen.

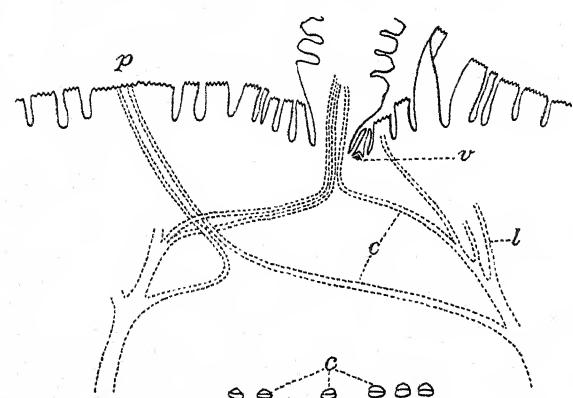


Fig. 55. Längsschnitt durch den Stammgipfel von *Zamia floridana*. Drei Bündelkegel *c*, die Bündel des unteren quergeschnitten, die Bündel des mittleren in den Stiel eines reifen Zapfens *p* verlaufend, die Bündel des oberen in den Stiel eines jungen Zapfens verlaufend; der neue Vegetationspunkt (*v*) liegt rechts von dem jungen Zapfen; *l* Blattspuren. (Nach Chamberlain, in Bot. Gaz. LIL.)

Phloem 8 mm, Rinde 3,2 cm, Blattbasenregion 1,5 cm; bei einem Stammquerschnitt der *Macrozamia Moorei* von 45 cm Durchmesser betrug die Zone des Xylems und Phloems nur 5 cm. Doch wird bei einzelnen Arten auch ein stärkerer Holzring entwickelt, so nach Chamberlain bei *Dioon spinulosum*, bei welcher Art an einem Exemplar das Holz 10 cm Breite erreichte, während das Mark 8 cm Durchmesser hatte. Hier sind auch deutliche Zuwachsringe zu unterscheiden, die mit der Bildung von Kronen oder Zapfen im Zusammenhang stehen; die Zahl der Jahre ist aber danach nicht festzustellen, da Kronen und Zapfen zusammen oder einzeln im Jahr gebildet werden; andere Cycadeen lassen keine Wachstumsringe erkennen.

An der Innengrenze des Xylems nach dem Mark zu liegt das Protoxylem, das auch bei älteren Stämmen noch deutlich ist; das Bündel ist also, da nur nach außen zu (zentrifugal) Holz entwickelt wird, »endarch«; das Protoxylem besteht aus Spiraltracheiden und aus leiterförmigen Tracheiden; die letzteren gehen allmählich in die Tüpfeltracheiden des Metaxylems über, die die Hauptmasse des Holzes ausmachen. Diese sind mit spitzen Enden versehen und haben an ihrer Radialwand 2–6 Reihen von Hoftüpfeln; gelegentlich treten auch an der Tangentialwand Hoftüpfel auf. Neben den Tracheiden enthält das Xylem lange Zellen mit geraden Querwänden, die zuerst dünnwandig und stärkehaltig sind, dann verdickt und getüpfelt werden. In den Zellen der schmalen Markstrahlen finden sich Stärke und Kalkoxalatkristalle.

Das sekundäre Phloem enthält viele stark verlängerte Bastzellen.

Die das starke Mark umgebenden kollateralen Gefäßbündel bilden durch ihre seitliche Vereinigung ein Netz, dessen Maschen von den Markstrahlen ausgefüllt werden. Das Xylem zeigt sich auf Querschnitten als ein das Mark umgebender Ring, der durch die breiten primären Markstrahlen in keilförmige Abschnitte zerfällt; daneben finden sich im Xylem schmale (2–4 Zellreihen breite und bis 50 Zellen hohe) sekundäre Markstrahlen. Das sekundäre Phloem ist gut entwickelt und korrespondiert mit den Xylemteilen; auch späterhin bleibt davor das zusammengedrückte primäre Phloem sichtbar. Im allgemeinen ist der sekundäre Zuwachs nicht bedeutend; als Beispiel seien die Zahlen für einen Stammquerschnitt von *Dioon edule* nach Chamberlain gegeben: Mark 6,9 cm, Xylem 1,5 cm, Phloem 8 mm, Rinde 3,2 cm, Blattbasenregion 1,5 cm; bei einem Stammquerschnitt der *Macrozamia Moorei* von 45 cm Durchmesser betrug die Zone des Xylems und Phloems nur 5 cm. Doch wird bei einzelnen Arten auch ein stärkerer Holzring entwickelt, so nach Chamberlain bei *Dioon spinulosum*, bei welcher Art an einem Exemplar das Holz 10 cm Breite erreichte, während das Mark 8 cm Durchmesser hatte. Hier sind auch deutliche Zuwachsringe zu unterscheiden, die mit der Bildung von Kronen oder Zapfen im Zusammenhang stehen; die Zahl der Jahre ist aber danach nicht festzustellen, da Kronen und Zapfen zusammen oder einzeln im Jahr gebildet werden; andere Cycadeen lassen keine Wachstumsringe erkennen.

Bei einer Reihe von Gattungen, nämlich bei *Cycas*, *Macrozamia*, *Eucephalartos* und *Bowenia* werden außer dem normalen Bündelring weitere konzentrische Bündelringe in der Rinde angelegt (polyxyler Typus; Fig. 56). Der erste anomale Bündelring kann auf dem Querschnitt von gleicher Breite oder sogar noch breiter als der normale sein, dann folgen weitere Ringe, die schmäler sind und aus weiter voneinander getrennten Segmente bestehen; die äußerste Zone ist nur hier und da entwickelt und fehlt in großen Teilen des Stammumfangs, so daß der Ring undeutlich wird. Die einzelnen Ringe, besonders der normale und der erste anormale, stehen durch Xylem- und Phloembänder miteinander in Verbindung, so daß eine vollkommene Kommunikation zwischen den verschiedenen Teilen des Leitungsgewebes des Stammes hergestellt ist. Nach den Untersuchungen von Miller an *Cycas media* bildet sich nur der normale Bündelring im Meristem des Stammgipfels aus, die anderen dann erst weiter unten in der Rinde außerhalb des ersten Ringes. So kommt es, daß nur die erste normale Zone ein Protoxylem und ein Protofloem hat; den weiteren anomalen Zonen fehlen diese, ihr Holz ist nur gleichförmig aus gehöftgetüpfelten Tracheiden zusammengesetzt, ausnahmsweise kommen Leitertracheiden vor. Die schmale Zone zwischen dem Protoxylem des normalen Ringes und dem Xylem des ersten anomalen Ringes besteht rein aus Rindenzellen.

Diese Tatsachen sind für die Auffassung der gesamten Stammstruktur der Cycadeen von Wichtigkeit. Man hat wegen des Vorkommens der äußeren Bündelringe bei *Cycas* und anderen Gattungen den Aufbau mit dem der Medullosen in Verbindung bringen wollen. Die Bündelringe sollen ausgehen von einer alten Struktur, die in Ringen oder Lagen von konzentrischen Gefäßsträngen bestand; im Laufe der Zeit wurde das Cambium der inneren Teile solcher »Stelen« mehr und mehr funktionsuntüchtig, das der äußeren Teile mehr und mehr aktiv. Die Cycadeen mit mehreren Gefäßbündelringen entsprechen dann den Medullosen mit mehreren Ringen von Stelen, die übrigen hatten ebenso wie *Lyginodendron* nur einen Ring von Stelen, bei denen Protoxylem, Primär- und Sekundärgebebe, das zur Markseite gehörte, allmählich verschwand. Danach ist also der Bau aller Cycadeen vom polystelen Typus ausgegangen. Begründeter ist wohl die Ansicht, nach der die Cycadeen monostel sind; als Grundform kann man sich eine Stele vom Typus von *Heterangium* vorstellen; bei dieser fossilen Gattung ist eine zentrale Stele mit Tracheiden und Parenchym vorhanden, bei der also kein selbständiger Markkörper ausgliedert ist; am äußeren Rande

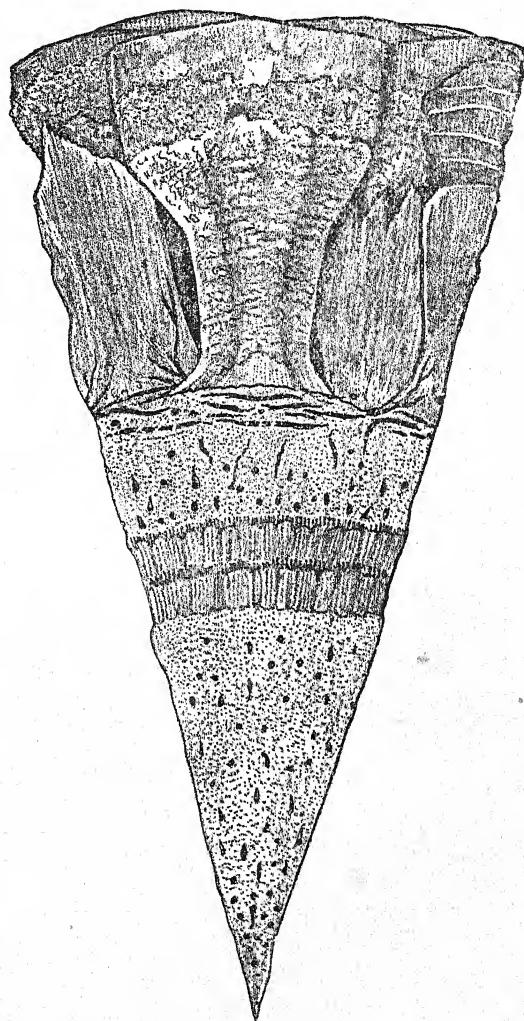


Fig. 56. Stammquerschnitt von *Encephalartos* mit 2 Bündelringen, außen die Blattfüße. (Nach J. Schuster.)

der Stele liegen »mesarche« Bündel, bei denen das Protoxylem mit den kleinsten Spiraltracheiden in der Mitte liegt. Bei Auftreten eines Markes kann hieraus der *Lyginodendron*-Typus, und wenn das zentripetale Holz schwindet (das Protoxylem also ganz innen liegt, das Bündel also endarch wird), der Cycadeen-Typus abgeleitet werden. Die weiteren Bündelzonen bei einer Anzahl Cycadeen-Gattungen sind dann also nicht Reste einer alten Struktur, sondern Neubildungen.

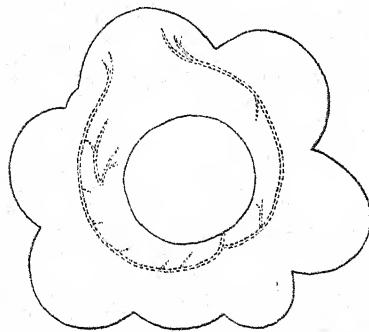


Fig. 57. Verlauf eines Gefäßbündels bis in die Blattbasis. (Nach Mettenius.)

In der parenchymatischen breiten Rinde des Cycadeenstammes verlaufen die Blattspurstränge und verzweigte Gummikanäle wie im Mark. Nach außen zu wird die Rinde in der Jugend von den Blattbasen, später von Periderm begrenzt, das nach außen zu aus einer Korkzellen-Zone, nach innen zu aus einem Pheloderm mit gereihten Zellen besteht. Die Peridermbildung ist verschieden, je nachdem der Stamm später ± glatt wird oder dauernd von dem Panzer der Blattfüße umgeben ist. *Stangeria* z. B. verliert früh die Blattbedeckung; es wird hier eine subepidermale Peridermschicht gebildet, die allmählich die ganze Basis des Blattes durchsetzt, das dann abgestoßen wird. Die Periderme schließen aneinander und bilden eine zusammenhängende, die ganze Stammoberfläche bedeckende Schicht. Es folgt

dann in der Rinde die Bildung von weiteren lokalen Peridermen und Borkeschuppen. Bei anderen Gattungen wie *Ceratozamia* und *Encephalartos*, bei denen der Panzer erhalten bleibt, geht die Periderm-Bildung nicht auf den Stamm über. Die Basalteile aller Blätter bleiben dauernd wachstumsfähig, so daß trotz der Umfangsvergrößerung des Stammes keine Lockerung des Schuppenpanzers erfolgt. Die Peridermbildung findet in der Spitze der Blattfüße statt; indem weiter innen neue Peridermschichten gebildet werden, kommt Borkebildung hinzu; es entstehen schmale absterbende Borkeschuppen, deren mehrere aufeinander sitzen bleiben. Die Borkebildung bleibt also auf die Blattbasen beschränkt. Arten von *Cycas*, wie *C. circinalis* und *C. Rumphii* zeigen ein vermittelndes Verhalten. Die Borkebildung erfolgt zunächst ebenso in den Blattbasen, dann aber werden die Blattfüße am älteren Stamm ganz abgeworfen und Periderm und Borke entstehen außen im Stamm, der schließlich eine unregelmäßige rissige Oberfläche erhält.

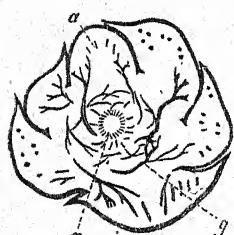


Fig. 58. Querschnitt unter dem Scheitel einer schwachen Pflanze von *Cycas revoluta*, nat. Gr. r der Bündelring; g Gürtelstrange; bei a eine Blattinsertion, an der der Eintritt der beiden Spurstränge in den Stamm leicht zu verfolgen ist. (Nach De Bary, E.P.1. Aufl. II. p. 10.)

Der Verlauf der Blattspurstränge. In die Blattbasis treten zwei Gefäßbündel ein, deren Verlauf von der Stele ab durch die Rinde hindurch ein eigentümlicher ist. Nach den Ergebnissen von Mettenius und anderen Forschern steigt das als Markscheidenbündel bezeichnete Gefäßbündel zuerst radial auf und teilt sich bald nach dem Austritt aus dem Holzring in 2 Zweige, die sich nach rechts und links wenden und fast den halben Stammumfang in der Rinde schwach ansteigend durchlaufen, bis sie in die Blattbasis eintreten; diese gekrümmten Fortsätze der Markscheidenbündel werden als Gürtelbündel bezeichnet. Von den Gürteln gehen Zweige nach oben und unten an jüngere und ältere Bündel aus, ebenso treten an die Gürtel Zweige von Markscheidenbündeln, die an den verschiedensten Stellen den Holzring verlassen, heran. Es entsteht so in der Rinde ein kompliziertes Netzwerk, das seitlich und vertikal an die stärkeren Gürtel angeheftet ist. Die gürtelartigen Bündel umkreisen also in horizontaler Lage den Holzring; zwei solcher Bündel, die in verschiedener Richtung von gemeinsamem Ursprung aus den Stamm umlaufen haben, treten in den Blattstiel ein. Jeder Gürtel muß sich mit den anderen Gürteln der Blätter desselben Blattzyklus kreuzen. Ihr Verlauf erfolgt mehr mitten in der Rinde oder, wie z. B. bei *Dioon*, näher an der Oberfläche; das Periderm kann sie abschneiden. Die kollateralen Rindenstränge haben ihr Phloem nach innen und ihr Xylem nach außen gerichtet.

Sehr bemerkenswert ist die Veränderung, die in der Struktur der kollateralen Gefäßbündel während ihres Übergangs in den Blattstiel eintritt. Die Bündel sind in der Rinde noch endarch, d. h. die ersten Holzelemente, das Protoxylem, liegen am innersten Ende des Xylems, entfernt vom Phloem, die ganze Entwicklung des Xylems ist zentrifugal. Beim Übergang in die Blattfüße werden die Bündel dagegen mesarch, die Spiraltracheiden des Protoxylems liegen inmitten des Xylems, im Blattstiel schon näher an das Phloem gerückt; die Entwicklung geht dann also in zwei Richtungen vor sich und zwar mehr zentripetal als zentrifugal (Fig. 59). Die Entwicklung der beiden Xylemteile

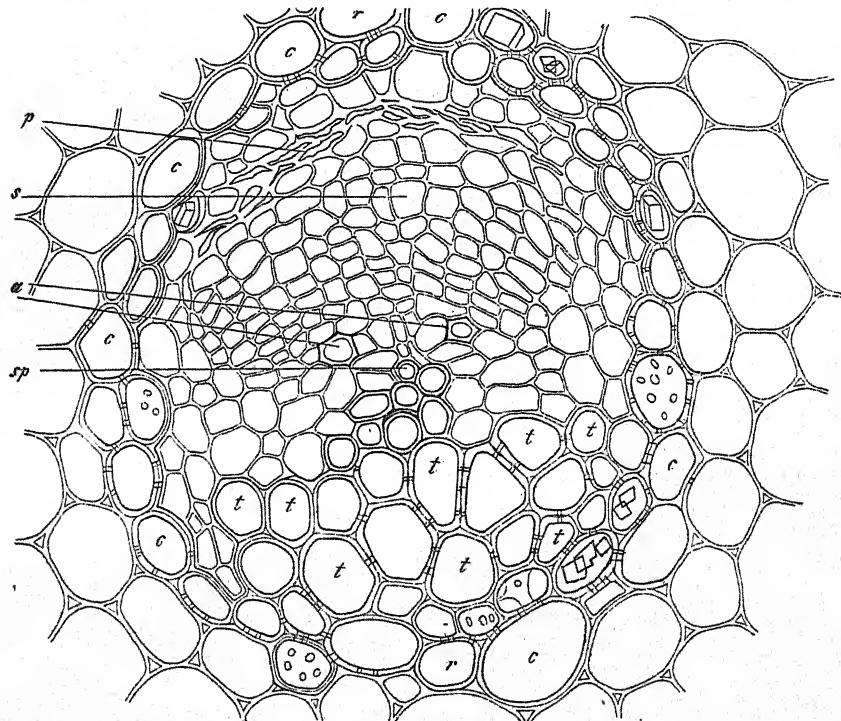


Fig. 59. Mesarches Gefäßbündel aus dem Blattstiel einer jungen Pflanze von *Cycas revoluta*. c Scheide des Bündels; sp Spiraltracheiden des Protoxylems; t große Tüpfeltracheiden des zentripetalen Xylems; a Tüpfeltracheiden des zentrifugalen Xylems; s Siebröhren, durch zartes Parenchym getrennt; p zusammengedrückter äußerer Siebteil. Vergr. 225. (Nach De Bary, E. P. I. Aufl. II. 1. p. 12.)

variiert stark; in den feinen Blattnerven kann das zentrifugale Holz fast ganz verschwinden.

Anatomische Verhältnisse des Embryo. Neuere Untersuchungen über den Gefäßbündelverlauf im Embryo haben zum Verständnis des Stammbaums der Cycadeen beigetragen. Der Gefäßbündelzylinder des Stämmchens ist eine Protostele, d. h. eine Stele, bei der noch kein Mark rein ausgegliedert ist; das Xylem ist nach außen zu kompakt, weiter nach innen zu mit Parenchym-(Mark-)Zellen gemischt, während schließlich im Inneren die Holzzellen nur eingestreut sind; eine Phloemzone umgibt das Xylem. Die Stele ist nur sehr kurz, stellt also eine Platte dar, die von ungefähr quadratischer Gestalt ist; an jeder Ecke des Quadrates liegt eine Protoxylem-Gruppe; diese Gruppen erstrecken sich von der Platte aus weiter nach unten, um das Protoxylem der Wurzel zu bilden. Bei *Microcycas* ist keine Protostele-Platte vorhanden, die 4 Kotyledonen-Bündel bleiben bis zum Übergang in die tetrarche Wurzel voneinander unterscheidbar.

Von den Protoxylemgruppen der Platte geht nun zunächst je ein Gefäßbündel aus; diese 4 Bündel versorgen die beiden Kotyledonen (Fig. 60). Ein Bündel geht ganz in jeden

Kotyledon, wo es sich bald teilt; die Teilung kann auch schon so bald nach dem Austritt aus der Stele erfolgen, daß hier je 2 Bündel in den Kotyledon eintreten; von den beiden anderen Hauptbündeln aus den beiden anderen Ecken der Stele geht je ein Ast in je einen Kotyledon, so daß hier die beiden Kotyledonen am selben Bündel Anteil haben. In den Keimblättern teilen sich die Bündel weiter, jeder Kotyledon kann dann 8—10 Bündel haben, bei *Zamia* und *Cycas* sind es weniger. Bei der Trennung von der stelären Platte sind die Bündel endarch, werden dann bei ihrem Aufwärtsverlauf mesarch und zuletzt fast exarch.

Nach Untersuchungen bei *Dioon* und *Ceratozamia* erfolgt die Bündelversorgung der ersten Laubblatt- oder Schuppenblattanlagen so, daß jede aus der Platte 4 Bündel erhält. Ihre Ursprungsstellen sind nicht sicher fixiert, doch sind sie über den Umfang der Platte verteilt, jede an einer Seite des Quadrates. Bei *Dioon* kommen zwei Bündel auf der Seite heraus, auf der das Blatt liegt; diese treten  $\pm$  direkt durch die Rinde in den Blattstiel ein; die beiden anderen kommen auf der entgegengesetzten Seite heraus und beschreiben einen Bogen rechts und links um die Platte, ehe sie sich aufwärtskrümmend in den Blattstiel eintreten, wobei sie sich dann wiederholt verzweigen. Schon die Bündel des ersten Blattes beginnen also mit der Gürtelbildung. Die Bogen der folgenden Blätter müssen sich mit denen des ersten Blattes kreuzen. Bei *Ceratozamia* ist dagegen eine Gürtelbildung bei den ersten Blättern nicht vorhanden, die Bündel steigen schräg an; erst mit dem radikalen Zuwachs der Blätter und des Stammgipfels beginnt die Gürtelbildung.

Die Bündel sind ebenfalls bei ihrem Austritt endarch und werden dann mesarch bis fast exarch.

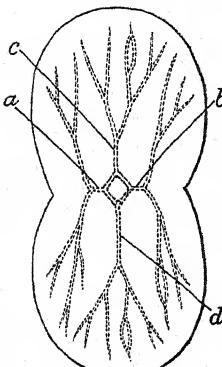
Beim heranwachsenden Keimling wird der Durchmesser des Bündelzylinders oberhalb der Platte allmählich größer; sowie neue Blattprimordien erscheinen, werden neue Bündel eingefügt und füllen den Raum zwischen den ursprünglichen Bündeln aus, so daß dicht über der Platte der Bündelzylinder schon kompakt ist.

**Anatomie der Wurzel.** Die Wurzel der Cycadeen ist häufig diarch, doch kommen auch vielfach 3—8 alternierende Xylem- und Phloemteile vor. Das wechselt auch bei derselben Art. Das Protoxylem, aus Spiraltracheiden bestehend, liegt außen, die Entwicklung des Xylems geht dann bis zum Zentrum vor sich, so daß bei diarcher Wurzel eine Xylemplatte entsteht,

Fig. 60. *Ceratozamia mexicana*. Schematische Darstellung der Bündelversorgung der beiden Kotyledonen nach Sister Helen Angela. (Nach Coulter and Chamberlain, Morph. Gymnos. p. 101.)

der auf jeder Seite ein halbmondförmiger Phloemteil vorliegt. Die Seitenwurzeln entstehen endogen im Pleromzyylinder, die jüngste Wurzel zunächst dem Vegetationspunkt; daneben werden auch von älteren Wurzeln Adventivwurzeln erzeugt, ferner teilt sich gelegentlich die Spitze dichotomisch. Nach Reink e entspricht die Bildung des Wurzelhauben-Gewebes an der Spitze dem Coniferen-Typus: im Periblem der Spitze wird nach vorwärts die Wurzelhaube, nach rückwärts die Rinde erzeugt. Die Wurzelhaube ist sehr schwach bei *Cycas* entwickelt, stärker bei *Ceratozamia* und *Zamia*. Ein Calyptrogen oder Dermatogen ist also nicht vorhanden. Die Stele ist von einer Endodermis und einem mehrschichtigen Perizykel umgeben, auf das die breite Rinde folgt. In der äußeren Rinde wird bald eine Phellogen-Schicht gebildet, der bald eine zweite im Perizykel gebildet folgt; das Gewebe, das außerhalb dieser zweiten Schicht liegt, wird bald abgestoßen.

Eine auffallende, bei vielen Cycadeen beobachtete Bildung sind die Wurzelknöllchen, die eine blaugrüne Alge enthalten. Sie kommen an den dichotomisch verzweigten Seitenwurzeln vor, die meist nahe der Oberfläche entstehen (vgl. unter Wurzel). Reink e beschrieb zuerst das Vorkommen einer blaugrünen, von ihm als eine *Anabaena*-Art bezeichneten Alge in diesen Wurzeln (später wurde die Alge als *Nostoc punctiforme* [Kütz] Hariot bestimmt). Sie kommt nur in einer bestimmten ringförmigen Zone der Rinde vor, deren Zellen dadurch zu einem besonderen Wachstum veranlaßt werden. Zwei aneinander grenzende Zellschichten der mittleren Rinde bilden nämlich schlauchförmige Ausstülpungen, die sich ineinander schieben und so eine Art Palissadenschicht bilden, in deren



Interzellularräumen die Alge wuchert, die bei reichlichem Wachstum die Palissadenzellen stark zusammendrückt. In nicht von der Alge befallenen Wurzeln findet sich eine solche Schicht nicht. In den von der Algenschicht nach innen zu gelegenen Zellen der Knöllchen kommen auch Bakterien vor, die den bekannten Knöllchenbakterien entsprechen, auch sind hier Pilzmyzelfäden gefunden worden, die die Pflanze teilweise auflöst und verdaut. Das symbiotische Verhältnis der Organismen zum Wirt ist noch nicht völlig geklärt.

**Anatomie des Laubblattes.** Die beiden in das Blatt eintretenden Gefäßbündel gabeln sich wiederholt und ordnen sich auf dem Querschnitt des Blattstieles zu einem nach unten konvexen, oben an den Seiten auseinandergeschlagenen, etwa  $\mathcal{U}$ -förmigen Bogen. Die randständigen Gefäßbündel versorgen die Blattfiedern. Diese enthalten bei *Cycas* nur ein mittleres Gefäßbündel, bei den anderen Gattungen zahlreiche parallele Bündel, die als Äste eines Bündels in die Fieder eintreten und an der Spitze oder in den Zähnen frei endigen. Bei *Stangeria* verlaufen im Mittelnerv der Fiedern 6—8 Bündel, von denen die seitlichen fiedrig geordnete, teilweise bogengleich anastomosierende Seitenäste abgeben.

Wie schon erwähnt, werden die Gefäßbündel beim Eintritt in die Blattbasis mesarch; das zentrifugale Xylem tritt immer mehr zurück und fehlt z.B. bei *Dioon* in den Fiedern schließlich gänzlich, bei *Encephalartos*, *Zamia* und *Ceratozamia* ist es stets noch vorhanden.

Die Epidermiszellen sind verschieden gestaltet; bei *Stangeria* sind sie von oben gesehen gestreckt, mit geschlängelten Wänden, bei *Cycas* und *Encephalartos* 3—6-eckig, bei *Zamia* langgestreckt prosenchymatisch, verdickt; bei *Ceratozamia* und *Dioon* treten sie in zweierlei Form auf, teils als langgestreckte, stark verdickte Zellen, teils als kurze, rhomboidische, stark verdickte Zellen. Die Zahl der Spaltöffnungen beträgt 29—81 auf das  $\square$  mm; die kleinen und schmalen Fiedern haben die größte Zahl auf einem bestimmten Flächenraum. Nur *Bowenia* hat oberseits und unterseits Spaltöffnungen, sonst kommen diese nur an der Unterseite vor, und zwar gewöhnlich zwischen den Nerven regelmäßig verteilt; bei *Cycas* liegen sie ordnunglos zu beiden Seiten des Mittelnerven. Sie sind stets  $\pm$  eingesenkt und entsprechen im allgemeinen dem Gymnospermen-Typus. Auf die Epidermis folgt ein Hypoderm von dickwandigen bastähnlichen Zellen, die oft später durch Querwände gefächert werden. Eine starke Entwicklung zeigt das Hypoderm bei *Encephalartos*, wo es beiderseits 2—3-reihig ist; bei *Ceratozamia* ist es dagegen nur am Rande entwickelt, bei den *Zamia*-Arten in verschiedener Weise, bald einreihig, bald in Zellgruppen, die der Epidermis anliegen.

Das grüne Blattparenchym ist  $\pm$  deutlich in Palissaden und Schwammgewebe gesondert. Bei *Bowenia* z.B. sind keine typischen Palissadenzellen ausgebildet, sondern es folgen auf die Epidermis kubische Zellen, sonst sind häufig ziemlich langgestreckte Palissaden in einer Schicht vorhanden. Das Schwammgewebe ist  $\pm$  dicht oder auch lacunös, häufig vor der unteren Epidermis wieder palissadenähnlich. Bei Cycadeen mit paralleler Nervatur der Fiedern findet sich zwischen den Gefäßbündeln ein eigenartiges Parenchym, dessen Zellen in der Quere des Blattes gestreckt sind und in der Blattlänge zwischen sich große ovale Lücken lassen. In der Rhachis des Blattes sind stets Gummigänge vorhanden, die bei einigen Gattungen auch in die Fiedern eintreten.

Eine besondere Erwähnung verdient noch das von H. von Mohl so benannte Transfusionsgewebe, das in den Blättern aller Gymnospermen vorkommt. Unter den Cycadeen ist es besonders ausgeprägt bei der Gattung *Cycas* zu finden. Es tritt hier in enger Verbindung mit dem zentripetalen Holz des Blattgefäßbündels seitlich an diesem auf und besteht aus kleinen Gruppen von kurzen verholzten tracheidenartigen Zellen mit Netzverdickung und Hoftüpfeln, die einen größeren Durchmesser als die Tracheiden des Xylems besitzen. Bei anderen Gattungen ist das Transfusionsgewebe schwächer entwickelt und öfters nur durch einzelne Tracheiden angedeutet. Während ältere Autoren der Ansicht waren, daß es aus dem Parenchymgewebe des Blattes entstanden ist und nicht zum Gefäßbündel gehört, faßte Worsdell es als seitliche Verbreiterung des zentripetalen Holzes auf; er stützte sich dabei besonders auf *Cycas*, wo man den allmählichen Übergang von den Xylem-Tracheiden zu den breiteren kürzeren Elementen des Transfusionsgewebes verfolgen kann; Bernard bezeichnet das Gewebe direkt als zentripetales Holz. Die Frage nach der Natur des Transfusionsgewebes ist besonders für die Coniferen von erheblicher Bedeutung, da hier sonst eigentliches zentripetales Holz im

Blattbündel nicht vorkommt; in dem Transfusionsgewebe hätte man dann den Rest des zentripetalen Holzes zu sehen, das bei den Pteridospermen im Stamm, bei den Cycadeen nicht mehr im Stamm, wohl aber noch im Blatt, und bei den Coniferen nur noch als Transfusionsgewebe vorkommt. Biologisch wäre es von Bedeutung als Verstärkung des Leitungssystems, das nicht mit derselben Vollkommenheit wie bei den netzadrigen Angiospermen ausgebildet ist. Gegen diese Auffassung des Transfusionsgewebes sind neuerdings wieder Bedenken geltend gemacht worden, die sich auf die seitliche Entstehung gründen, die selbständig ohne Verbindung mit dem Bündel im Perizykel erfolgt. Dem Transfusionsgewebe ist danach keine phylogenetische Bedeutung beizulegen; seine Funktion ist in der Wasserspeicherung zu suchen, es ist eine sekundäre Bildung, die mit anderen xeromorphen Charakteren der Cycadeen im Zusammenhang steht.

Bei *Cycas* kommt im Blatt noch ein weiteres Gewebe aus tracheidenartigen Zellen hinzu, das sogenannte Querparenchym (accessorisches Transfusionsgewebe nach Worsdell, Hydrostereom nach Bernard). In der Mitte des Blattmesophylls erstreckt sich nämlich ein Streifen von Tracheiden von der Mittelrippe bis zum Blattrand; die Zellen sind parallel zur Oberfläche bedeutend verlängert, verholzt und mit Hoftüpfeln versehen. Dieses Gewebe ist für *Cycas*, wo die Blattfiedern nur einen Nerven haben, von Bedeutung.

**Blütenverhältnisse.** Die Blüten der Cycadeen sind stets zweihäusig, nackt; sie stehen einzeln oder zu mehreren am Gipfel des Stammes zwischen den Wedeln; im allgemeinen sind sie von ausgesprochener Zapfenform, lockerer bei *Cycas*. Die Blüten können an der Hauptachse des Stammes terminal oder lateral stehen; im ersten Falle können sie von der Hauptachse durchwachsen oder nach der Blütezeit zur Seite gedrängt werden. 1. Terminale Blüten. Die Durchwachung findet statt bei *Cycas* ♀; die ♀ Pflanze trägt keinen kompakten Zapfen, sondern geht an der Stammspitze von der Laubblattbildung über zur Bildung zahlreicher gedrängt stehender Fruchtblätter, die zuerst aufrecht sind und dann abspreizen und herabhängen; der Vegetationspunkt im Inneren bleibt in Tätigkeit, die Achse wächst nach der Fruchtreife weiter und kehrt zur Niederblatt- und Laubblattbildung zurück, um dann später wieder eine Blüte zu erzeugen. Der Stamm bleibt demnach ein Monopodium. Zur Seite gedrängt werden die terminalen Blüten bei *Dioon*, *Ceratozamia*, *Zamia*, *Microcycas*, *Stangeria*. Die ♂ und ♀ Blüten haben hier stets Zapfenform; geht der Sproß in eine Blüte aus, so wird seitlich ein neuer Vegetationspunkt gebildet, der den Stamm fortsetzt; der neue Sproß drängt den Zapfen zur Seite, was aus dem anatomischen Aufbau ersichtlich ist (vgl. bei Anatomie). Der Stamm ist also, nachdem er geblüht hat, ein Sympodium. Die Regel ist, daß nur ein terminaler Zapfen gebildet wird, doch kommen neben diesem (besonders bei *Zamia*) auch ein bis mehrere seitliche, axilläre Zapfen vor. 2. Laterale Blüten. In diesem Falle werden ein bis viele Zapfen seitlich erzeugt, während die Hauptachse fortwächst; der Stamm bleibt ein Monopodium. Hierher gehört *Macrozamia* und *Encephalartos*. Am auffallendsten zeigt diesen Typus die ♂ Pflanze von *Macrozamia Moorei*. Nach Chamberlain sind unverzweigte Exemplare mit 20—40 ♂ Zapfen nicht selten, in einem Falle ließen sich sogar 103 ♂ Zapfen konstatieren. Die Zapfen stehen in einem Kranz unterhalb der neuen Krone und zwischen den Blättern der vorigen Krone; in den Basen der Blätter der neuen Krone versteckt, sind schon die jungen Zapfen der nächsten Periode zu finden; das Zentrum der Krone ist dagegen frei von Zapfen. Die Stiele der Zapfen sind zwischen den Blattbasen versteckt und Schnitte zeigen, daß die Zapfen in den Blattachsen entstehen; sie sind alle lateral. Die ♀ Zapfen und ebenso die ♂ Zapfen der anderen Arten sind in geringer Zahl vorhanden oder auch nur einzeln; aber auch dann entstehen sie seitlich. Das gleiche gilt für *Encephalartos*. Die ♀ Zapfen werden hier einzeln oder zu 2—3 gebildet, selten mehr, die ♂ zu 3—7, selten einzeln. Die jungen Zapfen stehen in einem Kreise um die Knospe.

Die Blüten beiderlei Geschlechtes sind im allgemeinen einander ähnlich, doch sind die ♀ meist dicker als die ♂, und die Zahl der Carp. ist geringer als die der Stam. Die Zapfen sind ± lang gestielt, ihre Form ist eine zylindrische oder schmäler oder breiter eiförmige. Besonders die ♀ Zapfen erreichen bei einigen Arten eine gewaltige Größe und Schwere. So wird für den Fruchtzapfen von *Microcycas calocoma* eine Länge von 80 bis 90 cm bei einem Gewicht von 9,5 kg angegeben (♂ Zapfen 20—30 cm lang); eine gleiche Länge für den Fruchtzapfen von *Macrozamia Peroffskyana* bei einem Gewicht bis zu 35 kg; bei einigen *Encephalartos*-Arten erreichen die ♀ und die viel schmäleren ♂ Zapfen eine

Länge von  $\frac{1}{2}$  m; der ♀ Zapfen von *E. caffer* soll ein Gewicht bis zu 45 kg haben. Die kleinsten Zapfen finden sich im Gegensatz dazu bei einer Anzahl von *Zamia*-Arten: *Z. pumila* ♀ Zapfen 5 cm lang, *Z. media* und *Z. angustifolia* ♂ Zapfen 5—6 cm lang. Zwischen solchen Extremen sind bei den anderen Gattungen und Arten alle vermittelnden Größen vertreten. Damit wechselt dann auch die Zahl der Sexualblätter von weniger als 30 bis über 600. Andere als Sexualblätter sind in den Blüten nicht vorhanden, doch bleiben nicht selten die untersten und zuweilen auch die obersten steril; so bilden in den ♀ Zapfen von *Diwoon* erstere einen gegen den fruchtbaren Teil deutlich abgesetzten Kranz, während bei *Zamia* die obersten sterilen Schuppen am Zapfen zu einem kompakten Körper verwachsen, der den Zapfen spitz zulaufen lässt\*).

W e i b l i c h e B l ü t e n . Wie schon oben erwähnt, ist nur bei *Cycas* die Zapfenform nicht deutlich ausgeprägt; die zahlreichen Carp. bilden hier ein Aggregat am Stammgipfel — die primitivste für eine Blüte denkbare Form. Entsprechend sind auch die einzelnen Carp. in ihrer Ausgestaltung den Laubblättern noch am ähnlichsten; sie sind bis 30 cm lang, ihr Endteil ist verbreitert und fiedrig eingeschnitten (*C. revoluta*) oder gezähnt (*C. circinalis* u. a.), der untere Teil ist stielförmig, schmal, der mittlere Teil

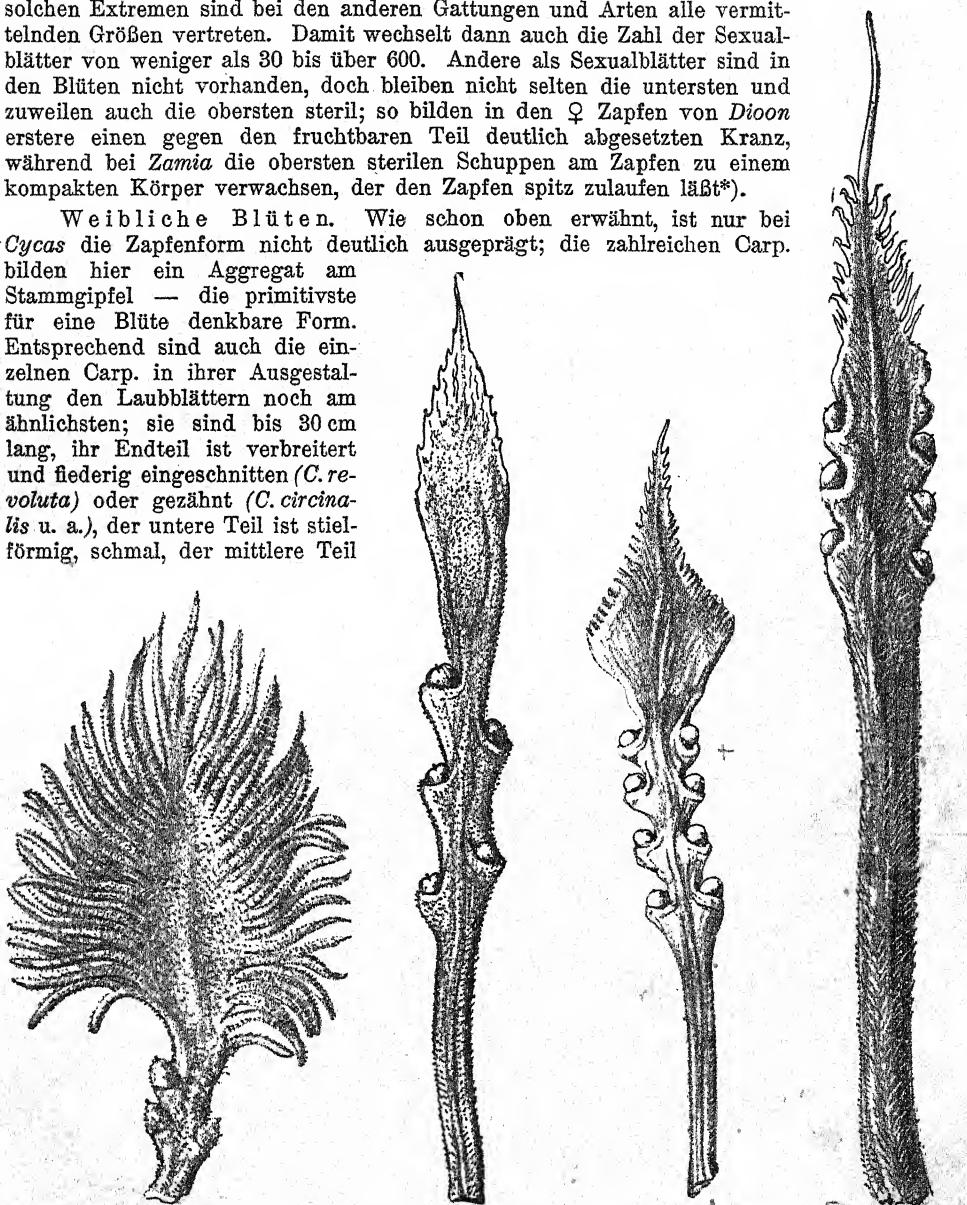


Fig. 61. Carpelle von *Cycas*. Von links nach rechts *C. revoluta*, *C. Thouarsii*, *C. Rumphii*, *C. circinalis*. Verkleinert. (Nach J. Schuster.)

gleichfalls schmal, in ihm sitzen seitlich statt der Fiedern oder Zähne mehrere (jederseits bis 5) gegenständige oder abwechselnde Samenanlagen (nur bei den australischen Arten

\* ) Vergl. A. Braun l. c. 338 ff. Die Anordnung der Zapfenschuppen ist entweder nach Divergenzen der Hauptreihe oder in 2-umlaufigen Cyklen, die bei gerader Zahl ihrer Glieder alter-

*C. Normanbyana* und *C. cairnsiana* ist die Zahl der Samenanlagen auf zwei reduziert). Die größere Zahl der Samenanlagen ist gleichfalls ein primitiver Charakter und für *Cycas* charakteristisch, bei allen anderen Gattungen bringt das Carp. stets nur zwei Samenanlagen hervor. Ebenso bildet bei allen anderen Gattungen die ♀ Blüte einen Zapfen von wohlumschriebenem Umriß. Am meisten nähern sich an *Cycas* noch die Formen an,

bei denen die Carp. in freie blattähnliche Spitzen ausgehen (*Dioon*, Arten von *Macrozamia*). Viel häufiger sind die Carp. weiter derartig metamorphosiert, daß von einem schmalen Stiel aus der Endteil sich schildförmig verbreitert; die Schilder schließen mit regelmäßigen Kanten aneinander, so daß der Zapfen von außen gefeldert erscheint und die rechts und links vom Stiel gelegenen beiden Samenanlagen von den Schildern versteckt werden. Die Carp. sind entweder nackt und glatt oder ± wollig oder filzig behaart, besonders außen an den Schildern.

Bei *Dioon* sind die Carp. noch verhältnismäßig locker gestellt, kurz gestielt und aus breitem Grunde langsam verschmälert; auffallend ist die polsterförmige Anschwellung am Grunde der Samenanlagen (näheres vergl. bei der Gattungsbeschreibung). Den Übergang von dieser Form zu den außen schildförmigen Carp. kann man bei *Macrozamia* verfolgen; auch hier gibt es Arten, bei denen die Carp. flach und lang verschmälert sind, bei anderen Arten verdickt sich aber der Endteil über dem Stiel so stark, daß die Carp. von außen gesehen als rhombische Felder erscheinen, wobei die Spitze zu einem Stachel ± reduziert wird.

Als Beispiele des schildförmigen Typus seien einige Arten von *Encephalartos* aufgeführt, die schon A. Braun genau beschrieben hat. Bei Betrachtungen eines jungen Zapfens von außen sieht man nur die Felder, erst die sich zu Samen vergrößernden Samenanlagen drängen sich hervor und lockern den Zapfen auf. Bei *E. Hildebrandtii* sind diese

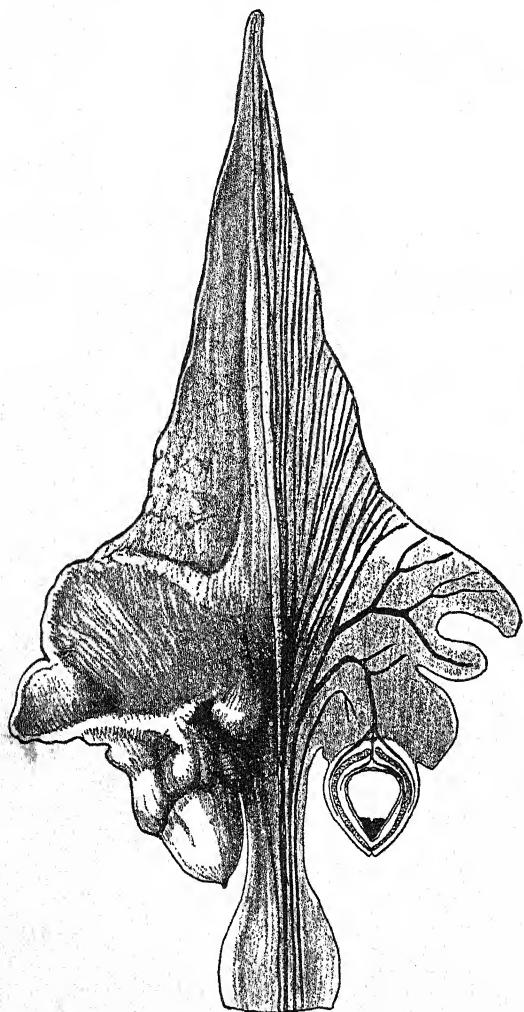


Fig. 62. Carpell von *Dioon edule*, rechte Hälfte im Längsschnitt, um den Gefäßbündelverlauf zu zeigen. (Nach J. Schuster.)

Felder quergezogen rhombisch, in einer Breite von 5 cm und einer Höhe von 2 cm; die obere Ecke ist abgerundet, die untere Ecke wird von einem kleinen besonderen Feld (Ab-

nierende Quirle darstellen. Die Hauptreihe findet sich u. a. bei *Macrozamia* ( $^{13}/_{34}$  bei *M. Preissii* ♂,  $^{21}/_{55}$  bei *M. Peroffskyana* ♂) und bei *Encephalartos* ( $^{21}/_{55}$  bei *E. caffer* ♂ und ♀); 2-umlaufige Stellungen, die an den Zapfen sehr augenfällige, oft etwas geneigte Geradzeilen hervorbringen, sind bei *Zamia*, *Ceratozamia*, *Dioon*, *Stangeria* u. a. anzutreffen (z. B.  $^{2}/_{5}-^{2}/_{9}$  bei *Zamia muricata* ♀,  $^{2}/_{20}-^{2}/_{23}$  bei *Ceratozamia mexicana* ♂,  $^{2}/_{28}-^{2}/_{37}$  bei *Dioon edule* ♂). Zufolge der größeren Dimensionen der Fruchtblätter haben ♀ Zapfen gewöhnlich niedrigere Divergenzen als die zugehörigen ♂.

stutzungsfläche) eingenommen, das 15 mm breit und 7—8 mm hoch ist. Das kleine Feld ist aber nicht das wirkliche untere Ende des schildförmigen Carpell-Endteiles, sondern, von außen nicht sichtbar, ist ein schmälerer unterer Rand des Endteiles vorhanden, der nach der Zapfenspindel zu scharf zurückgebogen ist. Man kann das ganze mit der Apophyse der *Pinus*-Fruchtschuppe vergleichen, das kleine Feld entspricht dann dem Umbo, der untere Teil des Apophysen-Feldes ist schmäler und nach der Spindel zurückgebogen. Von dem kleinen Feld verlaufen nach dem oberen Rand des ganzen Feldes zwei deutliche Kanten, die die obere Fläche in drei Teile teilen. Der Stiel des Carp. ist schmal, 2,5 cm lang, auf der Rückenseite gekielt, quer in zwei schmale flügelartige Leisten ausgebreitet; vor dieser Leiste liegt die Insertion der herabhängenden Samenanlagen. Bei *E. villosus* fehlt die Abstützungsfläche; von außen ist ebenso wie bei *E. Hildebrandtii* nur der obere, hier gleichmäßige Abschnitt des Feldes (der Apophyse) zu sehen, der untere Rand steigt in starker Biegung herab; die Querleiste der Apophyse an

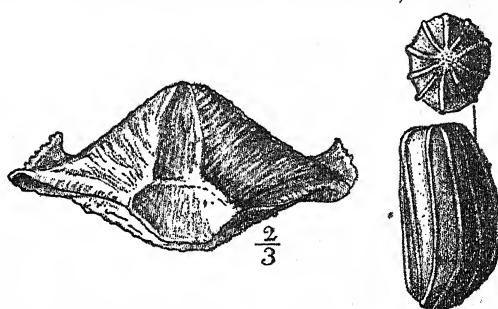


Fig. 63. *Encephalartos Hildebrandtii*, links Carpell von außen gesehen; rechts Steinkern des Samens von unten und von der Seite gesehen. (Nach J. Schuster.)

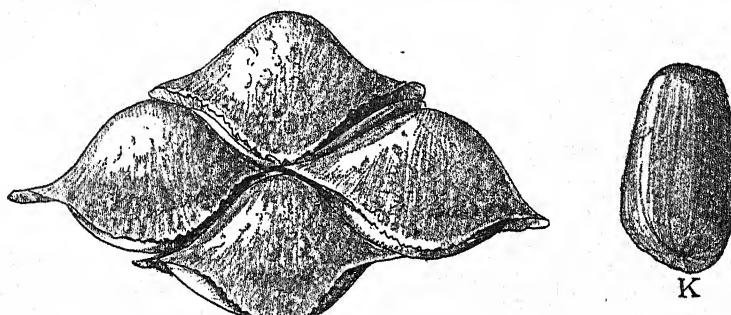


Fig. 64. *Encephalartos villosus*, links vier Carpelle von außen gesehen; rechts Steinkern des Samens. (Nach J. Schuster.)

der Biegsungsstelle ist mit einem kammartigen gezähnten Saum besetzt. Bei *E. Altensteinii* ist die Abstützungsfläche, der Umbo, wieder vorhanden, doch mit dem Unterschied gegenüber *E. Hildebrandtii*, daß sie durch die sich kegelförmig verlängernde Apophyse ± hoch emporgehoben wird.

Gleichmäßiger ist die Apophyse des Carp. z. B. bei *Zamia* ausgebildet, so daß der Zapfen von außen regelmäßig gefeldert erscheint, wobei die Felder zu senkrechten Längsreihen zusammenschließen. Die einzelnen Felder oder Schilder sind sechskantig und können ziemlich flach oder etwas vorgewölbt sein; bei einer Reihe von Arten ist aber das Schild konisch verlängert, und es entsteht so am Ende ein kleineres Schildchen, von dem zu der Grundfläche 6 Kanten herablaufen; es sind so im ganzen sieben Flächen vorhanden, das kleine Mittelschildchen

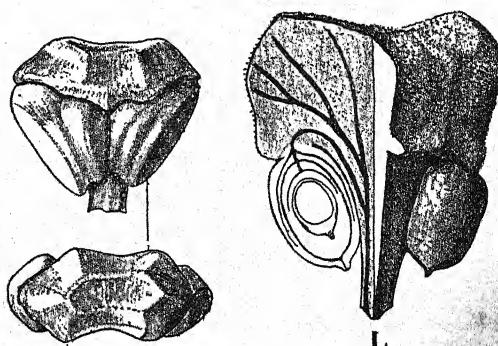


Fig. 65. Carpelle von *Zamia*. Links *Z. Ulei*, Carpell von der Seite und von außen gesehen, rechts *Z. integrifolia*. (Nach J. Schuster.)

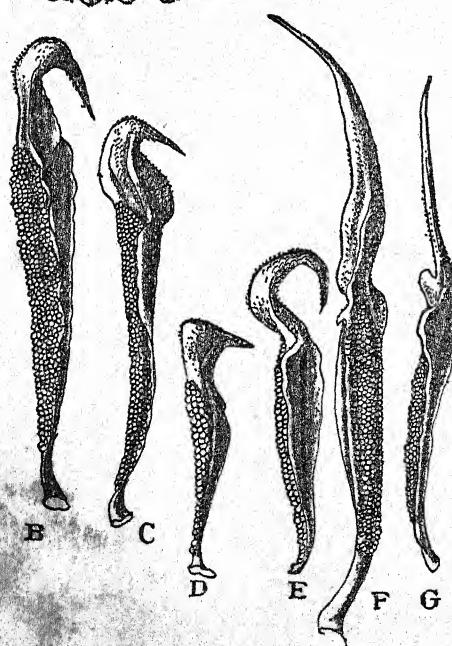
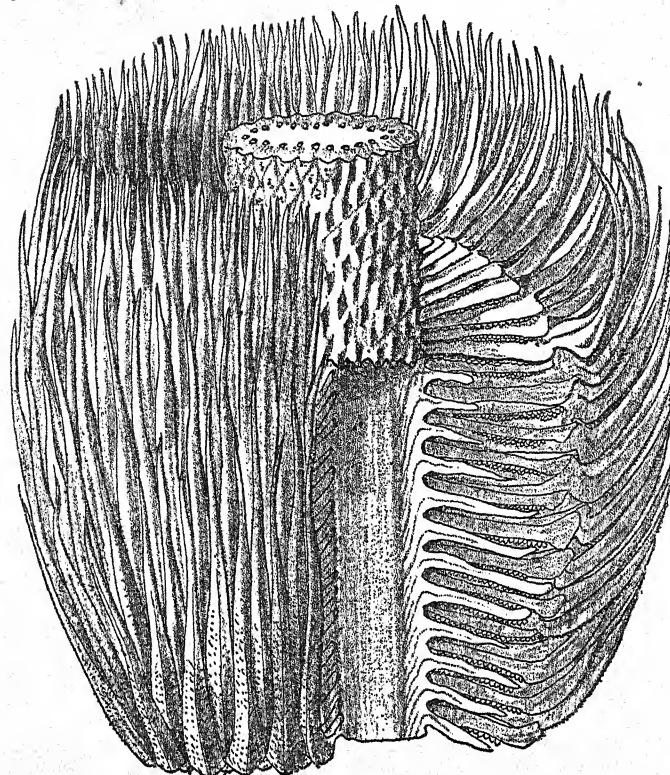


Fig. 66. *Cycas*. Oben Teil eines männlichen Zapfens von *C. circinalis*, an der linken Seite nur die aufgebogenen Spitzen der Stam. sichtbar, auf der rechten die ganzen Stam.; B—E Stam. von *C. Thouarsii*; F—G dsgl. von *C. circinalis*. (Nach J. Schuster.)

und sechs schräge Seitenflächen. Weitere Einzelheiten über Ausgestaltung der Carp. sind bei den Gattungsbeschreibungen zu vergleichen.

Männliche Blüten. Die ♂ Zapfen sind den ♀ ähnlich, aber meist schmäler; die Spindel trägt zahlreiche, gedrängte,  $\pm$  senkrecht abstehende Stam., die oft durch den gegenseitigen Druck kantig sind. Laubblattähnliche Stam. entsprechend den Carp. von *Cycas* kommen nicht vor, der Grundtypus ihrer Form ist überall ein mehr einheitlicher. Von einem kurzen oder sehr kurzen Stiel aus verbreitert sich das Stam. schmal bis breit keilförmig und trägt hier auf der Unterseite der  $\pm$  verdickten Fläche die zahlreichen Sporangien. Dann folgt ein steriler Endteil ähnlich wie beim Carp. Ist der Stam. flach, so ist dieser Endteil eine sich allmählich verschmälernde Spitze (*Cycas*, Arten von *Macrozamia*); verdickt sich das Stam. nach oben zu sehr stark, so kann der Endteil zu einem schildförmigen Gebilde wie beim Carp. werden, und der Zapfen kann von außen wie der ♀ gefeldert erscheinen (ausgeprägt bei *Zamia*, dann *Encephalartos* usw.).

Die Pollensäcke (Sporangien) bedecken entweder gleichmäßig die ganze Unterseite des fertilen Teiles des Stam. ohne Unterbrechung

(*Cycas*, *Stangeria*, *Ceratozamia*, *Macrozamia*-Arten) oder sie sind durch einen freien Mittelstreifen in zwei Felder geteilt (*Zamia*, *Macrozamia*-Arten); bei *Zamia* sind die Sporangien öfters ganz nach den Rändern verschoben. Die Sporangien, die sitzend oder kurz gestielt sind, sind in Gruppen (Sori) von 2—6 vereinigt, und zwar entspringt der Sorus öfters einem Kissen meristematischen Gewebes, das sich etwas über das Sporophyll erhebt (*Zamia*, *Ceratozamia*); bei anderen Gattungen ist eine solche für eine Gruppe von Sporangien gemeinsame Hervorwölbung nicht vorhanden. Die Sporangien selbst sind von länglicher bis fast kugeliger Form, sie springen oberseits durch einen Riß in der Mittellinie auf, so daß die Spalten bei einem Sorus strahlig von einem Mittelpunkt auslaufen. Die Zahl der Sporangien an einem Stam. ist meist beträchtlich: bei *Cycas circinalis* und *Encephalartos caffer* 700, bei *Macrozamia Miquelii* 600, bei *Encephalartos villosus* 500, bei *Ceratozamia mexicana* 250—300, bei *Dioon edule* 100—300; am wenigsten Sporangien tragen die Stam. bei *Zamia*, öfters nur ungefähr 25—30. Die Sporenzahl im einzelnen Sporangium ist sehr verschieden: bei *Zamia floridana* 500—600, bei *Ceratozamia mexicana* 8000, bei *Encephalartos villosus* 26 000, bei *Dioon edule* im Durchschnitt 30 000.

Die Entwicklung des Sporangiums beginnt in einer hypodermalen Zelle, aus der durch 2 antikline Teilungen eine Platte von 4 Zellen entsteht, dann erfolgt eine perikline Teilung; aus der äußeren Lage von 4 Zellen entsteht durch weitere Teilung die Wand, die innere Lage von Zellen gibt dem sporogenen Gewebe die Entstehung, dessen Zellen zu Sporenmutterzellen werden. Aus der äußersten Zellschicht des sporogenen Gewebes geht eine Tapeten-Zellschicht hervor.

Die Mikrosporangien der Cycadeen besitzen ein Exothecium (vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen 2. Aufl. [1923] 1534), d. h. die äußerste Zellschicht (= Epidermis; es können in ihr Spaltöffnungen vorkommen) besteht aus verdickten und in der Längsrichtung des Sporangiums gestreckten Zellen; an sie schließen sich mehrere Schichten kleinerer, dünnwandiger Zellen.

### Bau der Samenanlage, Befruchtung, Embryobildung.

Wichtigste Literatur: E. Warming, Undersøgelser og Betragtninger over Cycadeerne, in Overs. K. D. Vidensk. Selsk. Forh. (1877) Sep. 1—57, Résumé 1—16, T. 2—4; Bidrag til Cycadeernes Naturhistorie, 1. c. (1879) Sep. 1—16, Résumé 1—6, T. 5—6. — M. Treub, Recherches sur les Cycadées. 1. Développement des sacs polliniques du *Zamia muricata*. 2. Développement de l'ovule et du sac embryonnaire dans le *Ceratozamia longifolia*, in Ann. Jard. Bot. Buitenz. II (1881) 52—53, T. 1—7; Recherches 3. Embryogénie du *Cycas circinalis* l. c. IV (1884) 1—11, T. 1—3. — S. Ikeno, Die Spermatozoiden von *Cycas revoluta*, in Bot. Mag. Tokyo X (Nov. 1896; Japanisch); Vorläufige Mitteilung über die Spermatozoiden bei *Cycas revoluta*, in Bot. Centralbl. 69 (1897) 1—3; S. Ikeno and S. Hirase, Spermatozoids in Gymnosperms, in Ann. of Bot. XI (1897) 344—345; S. Ikeno, Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*, in Jahrb. Wissenschaft. Bot. XXXII (1898) 557—602, T. 8—10. — H. J. Webber, Peculiar structures occurring in the pollen tube of *Zamia*, in Bot. Gaz. XXIII (1897) 453—459, T. 40; The development of the antherozoids of *Zamia*, l. c. XXIV (1897) 16—22; Notes on the fecundation of *Zamia* and the pollen tube apparatus of *Ginkgo*, l. c. 225—235, T. 10; Spermatogenesis and fecundation of *Zamia*, Un. St. Dep. Agric. Bur. Pl. Industry Bull. 2 (1901) 100 pp., 7 T. — J. M. Coulter and Ch. J. Chamberlain, Spermatogenesis in *Dioon edule*, in Bot. Gaz. XXXV (1903) 184—194, T. 6—8. — F. W. Oliver, The ovules of the older gymnosperms, in Ann. of Bot. XVII (1903) 451—476, T. 24, 24 Fig. — Marie C. Stoops, Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzungsorgane

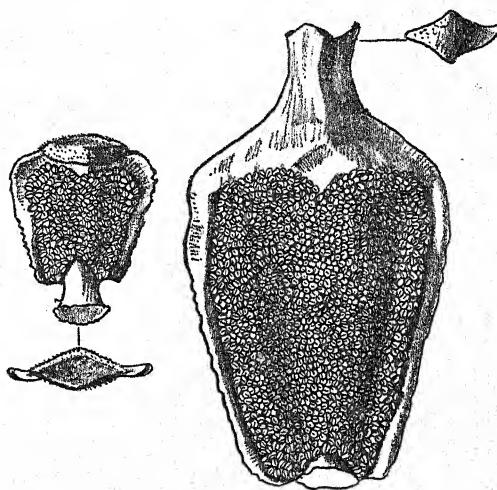


Fig. 67. Stam. von *Encephalartos Friderici Guilelmi* und *E. Altensteinii*, von unten und außen gesehen. (Nach J. Schuster.)

der Cycadeen, in Flora XCIII (1904) 435—482, 37 Fig.; On the double nature of the cycadean integument, in Ann. of Bot. XIX (1905) 561—566. — K. Miyake, Über die Spermatozoiden von *Cycas revoluta*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. XXIV (1906) 78—83, T. 6. — Ch. J. Chamberlain, The ovule and female gametophyte of *Dioon*, in Bot. Gaz. XLII (1906) 321—358, T. 13—15; Spermatogenesis in *Dioon edule*, l. c. XLVII (1909) 215—236, T. 15—18; Fertilization and embryogeny in *Dioon edule*, l. c. L (1910) 415—429, T. 14—17; Morphology of *Ceratozamia* l. c. LIII (1912) 1—19, T. 1; *Stangeria paradoxa*, l. c. LXI (1916) 353—372, T. 24—26a. — O. W. Caldwell, *Microcycas calocoma*, in Bot. Gaz. XLIV (1907) 118—141, T. 10—13. — W. S. Paxton, The development of the embryo of *Encephalartos*, in Bot. Gaz. XLIX (1910) 18—18, T. 2. — G. Ratclay, Notes on the pollination of some South African Cycads, in Trans. Roy. Soc. South Africa III (1913) 259—270. — Paul J. Sedgwick, Life History of *Encephalartos*, in Bot. Gaz. LXXVII (1924) 300—310, T. 21—22.

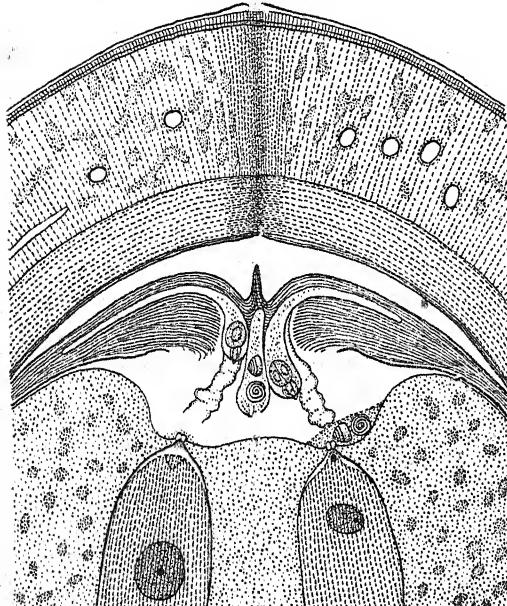


Fig. 68. Oberer Teil der Samenanlage von *Dioon edule* zur Zeit der Befruchtung; der Embryosack mit den Archegonien liegt oben frei; von der Pollenkammer im desorganisierten Nucellusgewebe, die nach außen durch einen Schnabel abgeschlossen ist, sind die Pollenschläuche, die teilweise schon ihren Inhalt entleert haben, in die Archegonienkammer hineingewachsen; außen das dicke Integument der Samenanlage. (Nach Chamberlain, in Bot. Gaz. L, T. 14.)

belartiges Gebilde in die Mikropyle hinein und verhärtet; die Pollenkammer wird dadurch nach außen abgeschlossen.

Zunächst ist die Pollenkammer vom oberen Ende des Endosperms, wo die Archegonien liegen, durch einen Streifen des Nucellus-Gewebes getrennt. Dieses Gewebe verfällt aber auch allmäßlicher Desorganisation, so daß von der ursprünglichen Pollenkammer aus die Lücke sich vergrößert und schließlich bis zum Endosperm reicht. Dieses hat sich mittlerweile vergrößert und durch stärkeres Wachstum der Ränder hat sich eine Grube an seinem Ende gebildet, die Archegonien-Kammer, an deren Grunde die Archegonien liegen. Da über dem Endosperm alles Gewebe des Nucellus der Auflösung verfallen ist, steht schließlich die Archegonienkammer mit der vergrößerten Pollenkammer in offener Verbindung und die Archegonien sind für die Befruchtung direkt zugänglich.

Sowohl die äußere wie die innere Schicht des Integumentes ist mit einer Anzahl von Gefäßbündeln versorgt, deren Verlauf bei den Gattungen ein verschiedener ist. Bei *Cycas* (Fig. 69) geht vom Sporophyll ein Bündel für jede Samenanlage aus, das aber schon vor

1. Innerer Bau der Samenanlage. Allgemeines. Die Samenanlage ist von einem dicken Integument umhüllt, das am Gipfel eine lange und schmale Mikropyle freiläßt. Das Integument ist mit dem Nucellus bis auf eine kurze Strecke am oberen Ende verwachsen. Es besteht aus drei Schichten, einer äußeren fleischigen Schicht, einer mittleren steinharren Schicht und einer inneren dünneren fleischigen Schicht, die vom Nucellus nur undeutlich unterschieden und später oft nur schwer kenntlich ist. Die äußere Schicht besteht aus Parenchym, in dem tanninhaltige Zellen und Gummikanäle reichlich zerstreut sind, die Steinschicht aus verholzten dickwandigen Zellen, die in verschiedenen Richtungen verlängert und oft gekrümmmt sind, was zur Erhöhung der Festigkeit der Schicht beiträgt.

Am Gipfel des Nucellus entsteht vor der Bestäubung durch Desorganisation des Gewebes eine kleine Pollenkammer, in der sich die Pollenkörner, die durch den Bestäubungstropfen (vgl. weiter unten bei Bestäubung) in die Mikropyle eingesogen worden sind, ansammeln; die Spitze des Nucellus selbst wächst dann als spitzes schna-

dem Eintritt in die Basis der Samenanlage zwei Stränge für das Integument abgibt. Diese Stränge teilen sich beim Eintritt in die Samenanlage wieder; je ein Bündel geht in die äußere Schicht des Integumentes und ungeteilt durch diese hindurch bis zur Spitze der Samenanlage. Die äußere Schicht hat also nur zwei Bündel, die in der Hauptebene der Samenanlage liegen.

Je ein Bündel tritt ebenso in die innere Schicht des Integumentes ein und teilt sich hier dichotomisch in eine Anzahl von Zweigen, die den Nucellus in einem Teil seines Umfanges, der den äußeren Bündeln entspricht, umgeben. Das ursprüngliche Zentralbündel geht in der Mitte bis zur Basis der Samenanlage und teilt sich hier gleichfalls in eine Anzahl von Zweigen, die in der inneren Schicht des Integumentes den Nucellus umgeben und zwar in dem Teil des Umfanges, der von den vorher erwähnten Bündeln der inneren Schicht freigelassen wurde. Wie die Fig. 69 von *Cycas Rumphii* zeigt, ist hier die innere Schicht des Integumentes stark entwickelt, bei anderen Formen ist sie viel dünner. Da sie nicht deutlich vom Nucellus geschieden ist, sind die Bündel der inneren Schicht früher als Nucellar-Bündel bezeichnet worden, doch gehören alle Gefäßbündel dem Integument an. Dies zeigt sich auch daran, daß die Bündel der inneren Schicht bis in den freien Teil des Integumentes über den Nucellus hinaus gehen können. Es ist auch die Auffassung vertreten worden, daß das Integument der Cycadeen nicht einfach ist, sondern daß in der Tat die Cycadeen-Samenanlage zwei Integumente besitzt, die miteinander verwachsen sind; das äußere ist danach die äußere fleischige Schicht + Steinzellenschicht; es soll sich phylogenetisch aus der Cupula entwickelt haben, wie sie die Samenanlage fossiler *Cycadoflices* umgibt.

Das die Samenanlage versorgende Bündel ist konzentrisch, der Zentralstrang in der Samenanlage konzentrisch bis mesarch, die anderen Bündel kollateral und mesarch.

Von diesem *Cycas*-Typus sind mannigfache Abweichungen bei anderen Cycadeen vorhanden. Bei *Cycas revoluta* sind schon die Bündel der äußeren Schicht einmal geteilt, so daß diese nicht nur zwei Bündel, sondern zwei Paare von Bündeln besitzt. Diese Teilung geht bei anderen Gattungen weiter. Bei *Zamia* sind 6—8 Gefäßbündel in der äußeren Schicht zu einem Ring geordnet, das innere System besteht aus vielen verzweigten Strängen. Bei *Dioon* gehen 2 Bündel aus jedem Sporophyll nach der Samenanlage. Diese sind von verschiedener Stärke, das eine, das einen Zweig eines Bündels der Lamina des Sporophylls darstellt, versorgt nur einen kleinen Teil der Samenanlage. Das stärkere Bündel entspricht dem Zentralstrang von *Cycas*. Beide Bündel teilen sich in innere und äußere Stränge; auf dem Querschnitt sieht man dann 10—17 Bündel in der äußeren fleischigen Schicht. Das gleiche gilt für *Ceratozamia*. Bei *Macrozamia* laufen nach jeder Samenanlage 3 Bündel des Sporophylls, die sich unter der Samenanlagebasis vielfach verzweigen; ein Zentralstrang ist nicht unterscheidbar.

Mehrere Anzeichen deuten darauf hin, daß das dicke Integument aus mehreren Einheiten der Länge nach verwachsen ist, deren morphologische Natur unsicher ist (vgl. bei Coniferen, ferner De Haan, Contrib. to the knowledge of the morphol. value and the phylogeny of the ovule and its integuments. Dissert. Groningen 1920). So ist bei *Macrozamia* die Mikropyle, wie nach Entfernung der äußeren fleischigen Schicht zu sehen ist, von 8—11 Rippen umgeben, die durch kurze und tiefe Gruben getrennt sind; bei *Ceratozamia*- und *Encephalartos*-Arten laufen deutliche Rippen über die Steinschicht des Samens von der Basis nach der Mikropyle.

2. Entwicklung der Megaspore und des ♀ Gametophyten. Im Nucellus zeigen sich zunächst 3—4 in einer Reihe liegende auffallend inhaltsreiche Zellen, die unterste von diesen vergrößert sich auf Kosten der anderen und wird zur tief im

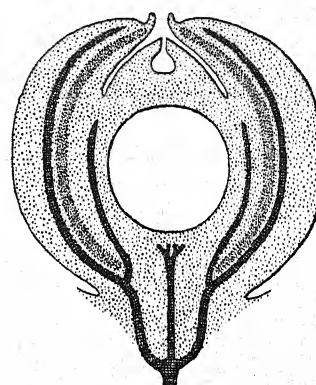


Fig. 69. Längsschnitt der Samenanlage von *Cycas Rumphii* in der Hauptebene, Verlauf der Gefäßbündel; nähere Erklärung im Text. Die Steinschicht des Integumentes in der Figur punktiert, die Gefäßbündel dunkler. Die Zweige des Zentralbündels nicht ausgefüllt, da sie nicht in die Ebene der Figur fallen. Am Ende des Nucellus die Pollenkammer. (Nach Oliver, in Ann. of Bot. XVII, T. 24.)

Nucellus-Gewebe liegenden Megaspore (Embryosack). Diese vergrößert sich bald und nimmt später den größten Teil des Nucellus ein. Die die Megaspore umgebende Zellschicht des Nucellus ist besonders differenziert und hebt sich vom übrigen Nucellus-Gewebe ab; sie spielt ihre Rolle bei der Ernährung des Endosperms, besondere Tüpfel aber, wie sie die Ernährung der Zentralzelle des Archegoniums erleichtern (vgl. weiter unten), existieren hier nicht. Die Megaspore ist von einer kräftigen Membran umgeben, die z. B. bei *Dioon edule* in jüngeren Samenanlagen 3—4,5  $\mu$ , im reifen Samen 9—10  $\mu$  dick ist. Die Membran reicht zunächst um den ganzen Gametophyten herum, zerreiht aber später am oberen Ende, so daß die oben erwähnte offene Verbindung zwischen Pollenkammer und Archegonienkammer möglich ist.

Die Entstehung des ♀ Gametophyten (Endosperm und Archegonien) erfolgt gleich nach Ausbildung des Embryosacks, der bei weiterer Vergrößerung nicht in gleichem Maße an Cytoplasma zunimmt, so daß sich im Inneren eine Vacuole bildet. Nun setzt freie Kernteilung ein; es liegen dann zahlreiche Kerne an der Wand des Embryosacks.

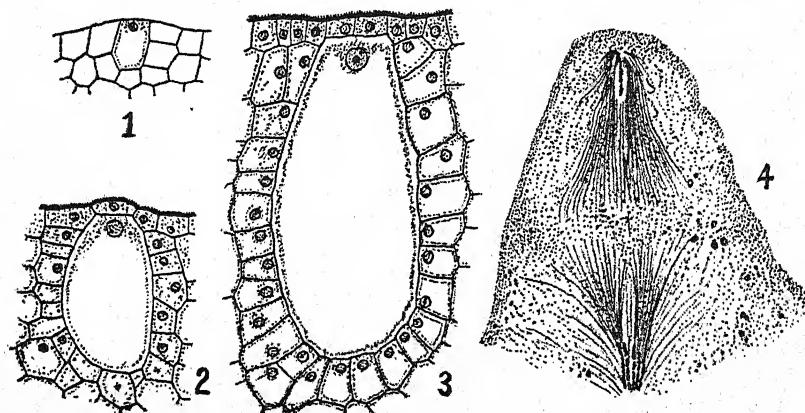


Fig. 70. Entwicklung des Archegoniums von *Dioon edule*. 1 Hervorheben der Initiale des Archegoniums. 2 Erste Teilung derselben in Hals- und Zentralzelle. 3 Zweite Teilung, Bildung der beiden Halszellen. 4 Kernspindel des Zentralkernes, oben der spätere Bauchkanalkern, unten der Eikern. Vergr. 88. (Nach Chamberlain, in Bot. Gaz. XLII, T. 14.)

Dann folgt Wandbildung, die sich allmählich ins Innere des Embryosacks erstreckt, der schließlich ganz mit Gewebe erfüllt ist (Prothallium, Endosperm). Zuerst wird hier Zucker gespeichert, dann tritt Stärke auf, die im reifen Samen reichlich die Zellen erfüllt. Am oberen Rande des Endosperms entstehen die Archegonien, die in geringer Zahl, ca. 3—10, vorhanden sind. Soweit bekannt, macht hiervon nur *Microcycas* eine Ausnahme; bei dieser Gattung kommen bis zu 200 Archegonien vor, und zwar nicht nur am oberen Rande des Endosperms, sondern überall in seinem Umfange. Jedes Archegonium nimmt seinen Ursprung aus einer Randzelle. Diese Initiale teilt sich zunächst in eine Halszelle und eine Zentralzelle, die letztere Zelle teilt sich wiederum längs. Eine Bauchkanalzelle wird entgegen früheren Angaben nicht abgeschnitten, doch findet eine Kernteilung in der Zentralzelle statt, die einen Bauchkanalkern und einen Eikern entstehen läßt; der erstere verschwindet meist bald wieder. Das reife Archegonium ist also sehr reduziert, es besteht nur aus 2 Halszellen und der Eizelle. Die rasch heranwachsende Zentralzelle (später Eizelle) wird von der umgebenden Zellschicht des Endosperms ernährt. Ihre Membran verdickt sich, doch bleiben Stellen der Wand unverdickt, und hier werden vom Cytoplasma der Zentralzelle kurze dicke Fortsätze in die Zellen der umgebenden Schicht gebildet, die eine direkte Verbindung herstellen. In diesen Zellen des Endosperms wird die Stärke in lösliche Nahrung übergeführt. Die Eizelle der Cycadeen erreicht die außerordentliche Größe von 3—6 mm, der Eikern ist bei *Dioon edule* 500  $\mu$  im Durchmesser.

3. Entwicklung der Mikrosporen und des ♂ Gametophyten, Bestäubung. Als wichtigste Tatsache sei zunächst hervorgehoben, daß die Befrucht-

tung durch bewegliche, sehr große Spermatozoiden geschieht, die aus den Pollenschläuchen austreten und sich frei in der Pollenkammer bewegen. Die Entwicklung der Spermatozoiden wurde fast gleichzeitig von dem japanischen Forscher Ikeno (1896—1898) für *Cycas* und von dem amerikanischen Forscher Webber (1897 und 1901) für *Zamia* nachgewiesen.

Die Mikrosporen (Pollenkörner) entstehen zu viert in der dickwandigen Sporenmutterzelle. Sie haben eine deutlich geschiedene Exine und Intine. Beide sind bei *Ceratozamia* überall gleichdick, während z. B. bei *Dioon* die Exine an der Basis viel dicker ist, und die Intine wiederum an den Seiten verdickt ist.

Die weitere Entwicklung beginnt schon, während die Sporen noch im Mikrosporangium liegen. Zunächst wird eine kleine Prothalliumzelle abgeschnitten; die größere Zelle

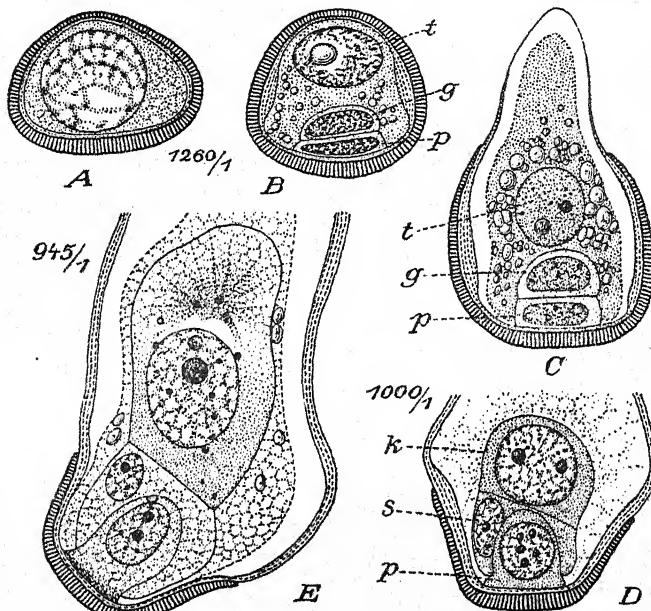


Fig. 71. Entwicklung des männlichen Gametophyten bei *Dioon edule*. A Pollenkorn mit Kern; Exine und Intine unterschieden. B Weiteres Stadium (g generative Zelle, p Prothalliumzelle, t Pollenschlauchkern). C Beginn des Austreibens des Pollenschlauches. D Teilung der generativen Zelle in Stielzelle s und Körperzelle k. E die Körperzelle stark verlängert, die Blepharoplasten sichtbar. (A—C 1260/1, D 1000/1, E 945/1.) (Nach Chamberlain, in Bot. Gaz. XLVII, T. 15.)

teilt sich dann nochmals in die generative Zelle, die, relativ klein, der Prothalliumzelle anliegt, und in die Zelle, die später auswachsend den Pollenschlauch liefert (Fig. 71 b). Wenn das Pollenkorn zur Bestäubung fertig ist, sind in ihm also zwei vegetative Zellen (Prothalliumzelle und Pollenschlauchzelle) und eine generative Zelle vorhanden (Fig. 71 b).

Die Bestäubung erfolgt wohl meist durch den Wind; die Pollenkörner werden durch einen großen Bestäubungstropfen, der an der Mikropyle der Samenanlage austritt, aufgefangen. Bei einzelnen südafrikanischen Arten ist Insektenbestäubung nachgewiesen worden, die besonders durch einen Käfer aus der Gattung *Phaeophagus* vermittelt wird. Bei *Encephalartos villosus* z. B. macht schon die Stellung der ♀ Sporophylle, die sich nach unten geneigt decken, die Windbestäubung unwahrscheinlich. Der ♂ Zapfen strömt einen starken Geruch aus, der die Insekten anlockt; nach dem Besuch der ♂ Zapfen, bei dem sie sich mit Pollen beladen, gehen die Insekten auf die ♀ Zapfen zur Eiablage über. Ebenso ist bei *E. Altensteinii* Insektenbestäubung wohl sicher häufig, doch ist Windbestäubung nicht unmöglich oder auch nur unwahrscheinlich.

Nach erfolgter Bestäubung gelangen die Pollenkörner in die Pollenkammer und bilden hier einen Pollenschlauch aus, der sich aber von dem der Coniferen und Angio-

spermen wesentlich verschieden verhält. Der Pollenschlauch dringt haustorienartig in das Nucellusgewebe ein, wo er sich auch gelegentlich verzweigt, das Pollenkorn selbst mit dem generativen Apparat sieht frei in die Pollenkammer heraus (Fig. 68). Der Pollenschlauch hat also nur die Aufgabe der Befestigung und Ernährung, nicht die des Transports des ♂ Kernes. Man kann annehmen, daß die Funktion eines Haustoriums, wie hier bei den Cycadeen, die ursprüngliche des Pollenschlauches ist, erst bei weiterer phylogenetischer Entwicklung bei Aufgabe der Spermatozoidenbildung bleibt das Pollenkorn liegen und wird der männliche Kern vom Pollenschlauch transportiert.

Die generative Zelle teilt sich dann und bildet so die Stielzelle und die Körperzelle (Fig. 71 d); die letztere, die spermatoogene Zelle, stellt ein Antheridium dar. Sie teilt sich nochmals und bildet zwei Spermatozoiden-Mutterzellen, die je ein Spermatozoid erzeugen. In jedem Pollenschlauch sind also zwei Spermatozoiden vorhanden; diese sind mit zahlreichen Cilien versehen und beginnen sich schon zu bewegen, während sie noch in der Mutterzelle liegen; dann werden sie aus dieser frei und bewegen sich im Pollenschlauch.

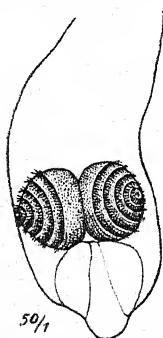
Dieser platzt schließlich auf und entläßt die Spermatozoiden; zugleich tritt aus dem Pollenschlauch Flüssigkeit aus, die den Spermatozoiden erlaubt, ihre Bewegung in der Archegonienkammer zu den freiliegenden Archegonien hin fortzusetzen (Fig. 68). Die Bewegung ist stets mit einer Rotation um die Hauptachse des Körpers verbunden. Ebenso wie bei der Bildung der Archegonien nimmt auch hier *Microcycas* den anderen Gattungen gegenüber eine Ausnahmestellung ein, indem im Pollenschlauch nicht nur eine, sondern 8–10 Körperzellen vorhanden sind, die je zwei Spermatozoiden erzeugen.

Die Spermatozoiden sind kurze, dicke Körper von außerordentlicher Größe, die Maße sind z. B. für *Zamia floridana* 222 bis  $332 \mu : 222$ – $306 \mu$ , für *Dioon edule*  $300 \mu : 230 \mu$ , für *Cycas revoluta*  $180$ – $210 \mu$ , für *Microcycas*  $60 \mu$ .

Eigentümlich ist die Entwicklung der Cilien, die zahlreich am oberen Ende in einem Spiralband angeordnet sind, das 5–6 Umläufe zeigt. Sie nehmen ihre Entstehung von zwei als Blepharoplasten bezeichneten Gebilden, die in der Körperzelle vor ihrer Teilung erscheinen (Fig. 71 e), und zwar an beiden Seiten des Kerns; die Blepharoplasten sind von feinen aus dem umgebenden Cytoplasma gebildeten Strahlungen umgeben. Während der Teilung der Körperzelle zerfällt der Blepharoplast in Körnchen, die zu einem Spiralband verschmelzen, das sich mit dem Spermatozoid verbindet.

Fig. 72. *Cycas revoluta*, Pollenschlauchende, die beiden Spermatozoiden fertig gebildet, Beginn der Bewegung. Vergrößerung 66. (Nach Miyake, in Ber. D. Bot. Ges. XXIV, T. VI.)

4. Befruchtung und Embryobildung. Während der Ausbildung der Spermatozoiden hat sich die Pollenkammer, wie erwähnt, soweit ausgedehnt, daß der ganze Nucellusteil über den Archegonien zerstört ist, diese also von den Spermatozoiden erreicht werden können. Das ganze Spermatozoid tritt durch den Hals des Archegoniens in das Ei ein; die Kraft, die diese Bewegung durch den geschlossenen Hals ermöglicht, ist noch nicht sicher erkannt, einfache chemotaktische Vorgänge wie bei den Pteridophyten kommen hier nicht in Frage. Bald nach dem Eintritt des Spermatozoids in das Ei verläßt sein Kern die Hülle, die mit ihren Cilien noch einige Zeit im oberen Teil des Eies kenntlich ist, und vermischt sich mit dem Eikern. Nach der Befruchtung erfolgt die Bildung eines Proembryo. Zunächst folgt eine Periode der freien Kernteilung ohne Wandbildung. Die Gattungen verhalten sich hierbei verschieden. Bei *Zamia* sind die zahlreichen Kerne durch das ganze Ei zerstreut, wobei sie sich zahlreicher an der Basis ansammeln; nach achtmaliger freier Kernteilung, die 256 Kerne entstehen läßt, setzt dann die Wandbildung an der Basis des Eies ein. Bei *Cycas* und *Macrozamia* entsteht in der Mitte des Eies durch Desorganisation des Plasmas und der Kerne eine große Vakuole; im oberen Teil des Eies ist dann nur ein Wandbelag von einer Schicht von Kernen vorhanden, während sich am Grunde zahlreiche Kerne ansammeln. Für *Dioon* und einige andere Gattungen ist es charakteristisch, daß bei der Bildung des Proembryo nach einigen Teilungen das ganze Ei von zarten Wänden segmentiert wird, so daß etwa beim Stadium von 64 Kernen 64 einkernige Zellen vorhanden sind, deren Wände dann aber wieder verschwinden. Die Kernteilung erfolgt so schnell, daß die Wandbildung zunächst nicht



nachfolgen kann, erst später entstehen dann an der Basis die ersten permanenten Wände. Die Fächerung ist ein ancestraler Charakter, ein Überbleibsel von Vorfahren mit durchaus zelligem Embryo.

Die weitere Entwicklung geht von der Basis des Proembryos aus. An seinem Grunde bleibt eine Gruppe aus kleinen meristematischen Zellen, die dann später den eigentlichen Embryo bildet. Die darüber liegenden Zellen strecken sich bedeutend und geben dem sogenannten Suspensor die Entstehung, der durch seine Verlängerung die Spitzengruppe, den eigentlichen Embryo, in das Nährgewebe vortreibt (Fig 73). Der Suspensor wird bis 5—7 cm lang und ist wegen des Widerstandes des Endospermgewebes vielfach gewunden und gedreht. Da eine Anzahl von Archegonien vorhanden ist, können mehrere Suspensoren, die sich umwinden, ihre Embryoanlage in das Endosperm vorstoßen. Schließlich entwickelt sich aber nur ein Embryo weiter.

Anhangsweise mögen noch für zwei Fälle Zeitangaben für die Bestäubung und Befruchtung mitgeteilt werden.

1. *Cycas revoluta* in Japan nach Ikeno. Juni bis Juli: Bestäubung, Pollenschlauchbildung, Entstehung der Archegonien; August: Bildung von Stiel- und Körperzelle; August bis September: Weiteres Wachstum der Archegonien und der Eizelle; September bis Oktober: Bildung der Spermatozoiden, Befruchtung; November: Entwicklung des Embryos.

2. *Qioon edule* in Mexiko nach Chamberlain. Im September erfolgt die Bestäubung, im Oktober die Bildung von Stiel- und Körperzelle und die Befestigung durch den Pollenschlauch. Dann folgt eine Ruheperiode, erst ein halbes Jahr später kommt es im nächsten Frühjahr zur Bildung der Spermatozoiden und zur Befruchtung. In der Samenanlage ist die Initialzelle der Archegonien kenntlich im Oktober, dann folgt sofort die Teilung in Halszellen und Zentralzelle; die Teilung in Bauchkanalkern und Eikern findet erst im nächsten Frühjahr statt. Die Ausbildung des Embryo geschieht im Mai.

**Frucht und Same.** Die Frucht wird von dem reifen ♀ Zapfen gebildet, der schließlich auseinanderfällt oder bei *Cycas* nur die Fruchtblätter abwirft, während die Achse zu einem neuen Laubtrieb fortwächst. Über Form und Größe des Fruchtzapfens ist schon beim Kapitel über die ♀ Blüte das nötige bemerkt worden. Die Samen sind eiförmig oder breit ellipsoidisch bis fast kugelig; die größten kommen bei einigen *Cycas*- und *Macrozamia*-Arten vor (*C. Thourasti* Same bis 7 cm lang und 6 cm breit, Steinkern bis 6,5 cm lang, *Macrozamia Hopei* Same bis 6 cm lang), die kleinsten bei *Zamia*-Arten (*Z. pumila* Same etwas über 1 cm lang). Die Samen sind meist schön gefärbt, oft heller oder dunkler rot, selten weiß. Das Integument wird mehrschichtig, zu äußerst ist eine fleischige Schicht ausgebildet, dann folgt eine ± dicke Schicht von holziger Beschaffenheit. Innerhalb dieser Steinschicht liegt eine trockene Membran, die zum Teil aus dem Nucellus, zum Teil aus der inneren fleischigen Schicht des Integuments hervorgegangen ist und das innere Gefäßbündelsystem der Samenanlage enthält. Das den Samen erfüllende Endosperm ist reich an Stärke. Der reife Embryo ist sehr groß, er erreicht ca.  $\frac{2}{3}$  bis fast die ganze Länge des Endosperms, dem er sehr fest anhängt; der Hauptachse nach besteht er aus den fleischigen beiden Kotyledonen, die nur im unteren Teil oder

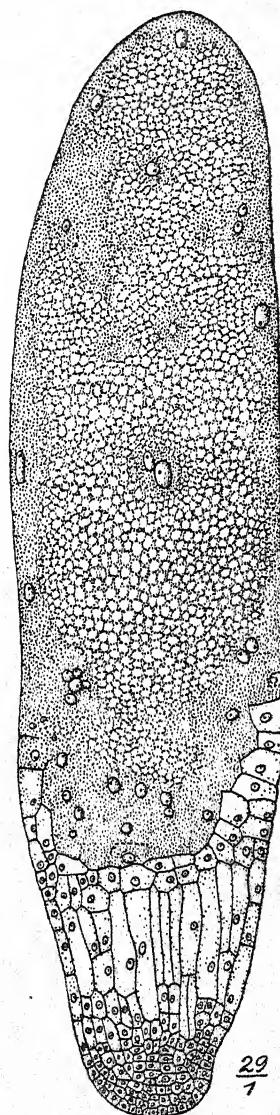


Fig. 73. Entwicklung von Embryo und Suspensor bei *Zamia*. (Nach Coulter und Chamberlain, in Bot. Gaz. XXXV, T. 7.)

fast ihrer ganzen Länge nach miteinander verwachsen sind und so die ersten Blattprimordien in der Höhlung am Grunde einschließen. Bei *Ceratozamia* abortiert ein Kotyledon, der andere entwickelt umschließt rings die Achse; bei *Dioon* kommen gelegentlich 3—4, bei *Microcycas* regelmäßig 3—6 Kotyledonen vor. Das Hypokotyl ist kurz und endet stumpf; im Zentrum ist am Ende noch lange der Suspensor sichtbar; eine Wurzel ist vor der Keimung noch nicht vorhanden.

Die Keimung der Samen kann gleich auf die Reifeperiode folgen, eine Ruheperiode ist anscheinend bei allen Cycadeen nicht erforderlich; die Keimkraft bleibt nicht sehr lange erhalten, für *Dioon edule* sind fast 3 Jahr festgestellt worden. Bei der Keimung

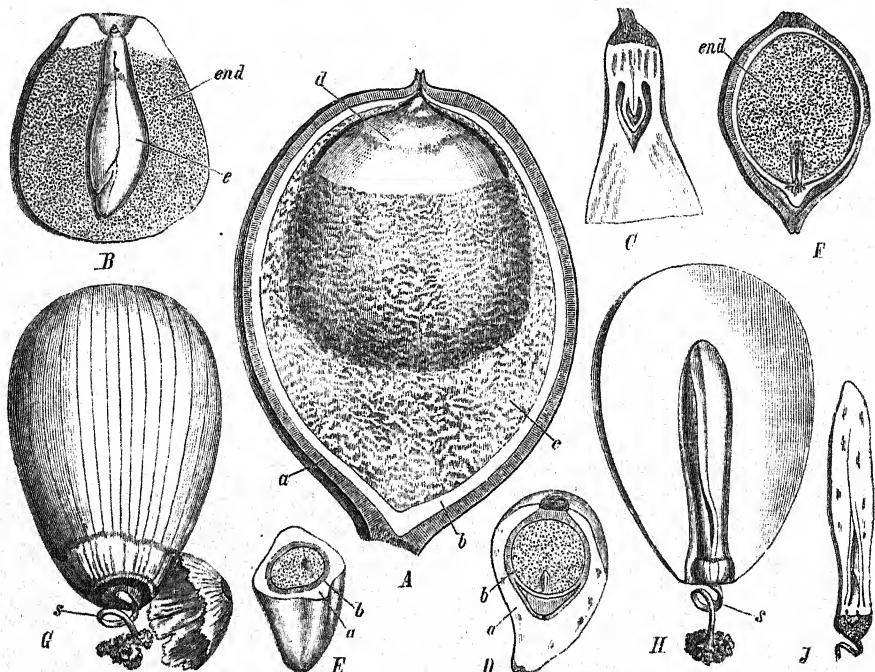


Fig. 74. Same und Embryo von Cycadeen. A—C *Cycas circinalis*. A Same, nach Ablösung der vorderen Hälfte des Integuments, *a* äußere fleischige Schicht, *b* harte Schicht, *c* innere Schicht, *d* der calottenförmige Scheitel des Nucellus; B Endosperm (*end*) und Embryo (*e*) im Längsschnitt; C Längsschnitt durch den basalen Teil des Embryo, die Plumula zeigend. D—G *Zamia integrifolia*. D Ganzes Same im Längsschnitt, nat. Gr., *a* fleischige Schicht, *b* innere harte Schicht des Integuments; E derselbe Same im Querschnitt; F Längsschnitt durch die harte Innenschicht und das Nährgewebe mit einer abortiven Keimanlage; G reifer Same nach Loslösung des calottenförmigen Nucellus-Scheitels, *s* Suspensor; H Nährgewebe mit dem Embryo im Längsschnitt; I Embryo im Längsschnitt; J Nährgewebe im Längsschnitt. (Nach Richard; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 17.)

bleiben die Kotyledonen wenigstens zum Teil im Samen stecken und wirken als Saugapparat; das Hypokotyl tritt durch das Mikropylarende des Samens aus, dann beginnt noch vor der Entwicklung der Laubblätter die Bildung einer starken primären Pfahlwurzel, die dauernd erhalten bleibt.

Aus der Spalte der Kotyledonen wächst die Plumula zum Hauptstamm empor; die ersten Blätter können Schuppenblätter sein, oder es kann gleich ein gefiedertes Laubblatt gebildet werden. Bei *Dioon edule* entstehen in den ersten 3 Jahren 9—10 Blattprimordien, von denen sich jedoch nur 3 zu Blättern entwickeln, die anderen bleiben schuppenförmig; bei *Cycas* beträgt die Zahl der Niederblätter, die am Keimling dem ersten Laubblatt vorangehen, 1—7, am häufigsten 3; das erste Laubblatt hat nur wenige Fiedern.

**Geographische Verbreitung.** Die Cycadeen gehören ausschließlich den tropischen und subtropischen Regionen an; sie finden sich sowohl in der alten als der neuen Welt,

doch in beiden sowohl nach Gattungen als Arten verschieden. In Amerika liegt das Zentrum der Verbreitung in Südost-Mexiko, wo drei Gattungen, *Dioon*, *Ceratozamia* und *Zamia* vorkommen. Die beiden ersten Gattungen sind auf Mexiko beschränkt, während *Zamia* artenreich von Florida über Zentralamerika und Westindien nach Südamerika (bis Bolivien) verbreitet ist, und zwar dort besonders im tropisch-andinen Gebiet; einzelne Arten gehen nach Osten in Brasilien bis zu den Staaten Para und Mattogrosso. Von ganz lokalem Vorkommen in Gebirgen des westlichen Cuba ist *Microcycas*. In der alten Welt hat die weiteste Verbreitung die Gattung *Cycas*, und zwar von Süd-Japan und Süd-China bis Madagaskar und dem Sambesi-Delta auf dem afrikanischen Festland, in Malesien, Papuasien, NO.-Australien und auf den Inseln Polynesiens. Afrika besitzt zwei eigene Gattungen, *Encephalartos* und *Stangeria*; letztere ist monotypisch und auf Südost-Afrika beschränkt, während *Encephalartos* in Südost-Afrika und weit im tropischen Afrika verbreitet ist. Neben *Cycas* hat Ost-Australien noch zwei eigene Gattungen, *Bowenia* mit 2 Arten in Queensland und *Macrozamia* mit einer größeren Reihe von Arten; einige *Macrozamia*-Arten kommen auch in Zentral- und Westaustralien vor.

Manche Cycadeen-Arten sind durch Kultur in Gärten und Parks weit über ihren ursprünglichen Bezirk verbreitet worden; *Cycas revoluta* ist auch nach Süd-Europa eingeführt worden. Im allgemeinen spielen die Cycadeen im Landschaftsbilde keine hervorragende Rolle; größere geschlossene Bestände bilden sie selten, doch kommen eine Anzahl

von Arten gesellig oder häufig zerstreut vor und beeinflussen so auf fallend genug den Charakter der Vegetation. Waldähnliche Bestände werden für einige *Cycas*-Arten angegeben, so für *C. Rumphii*, *C. circinalis*; *Bowenia serrulata* bildet gesellig wachsend gelegentlich einen dichten Unterwuchs im *Eucalyptus*-Wald; *Dioon edule* ist an einzelnen Standorten in hunderten von Exemplaren häufig zerstreut, das gleiche gilt für *Macrozamia*-Arten.

Der xerophytische Charakter der Cycadeen weist auf trockne, besonnte Standorte hin, die

Fig. 75. Embryo von *Cycas circinalis* mit Suspensor. (Nach J. Schuster.)

auch großenteils von den Arten bevorzugt werden. Am ausgeprägtesten xerophytisch ist der starrblättrige *Encephalartos horridus*, der im Karoo-Gebiet in Gesellschaft



Fig. 76. Keimpflanzen von *Cycas Thouarsii*, rechts mit einigen Schuppenblättern und den ersten jungen Laubblättern, zwei negativ geotrope Wurzeln schon oben angelegt. (Nach J. Schuster.)

von Aloe-Arten und Crassulaceen an offenen Plätzen vorkommt. Ebenso lieben die meisten anderen *Encephalartos*-Arten Südafrikas sonnige, offene Standorte, nur einzelne wie *E. villosus* bevorzugen schattige Stellen; auch die Arten des tropischen Afrika sind Bewohner der Steppe. *Stangeria* gedeiht am reichlichsten in dem hügeligen, grasigen Veldt des Zulu-Landes; das Gras ist hier 30—40 cm hoch, und darüber erheben sich die Blätter der *Stangeria*; die Pflanze ist häufig, aber die Exemplare sind einzeln zerstreut und bilden nicht eine Massenvegetation, wie es bei *Bowenia* in Australien vorkommt. Die australischen *Macrozamia*-Arten sind meist an freien, sonnigen Plätzen zu finden oder gehen in den schwachen Schatten der lichten *Eucalyptus*-Wälder über. Bei den in Südost-Mexiko zusammen vorkommenden Gattungen *Dioon* und *Ceratozamia* ist ein starker Gegensatz in bezug auf ihre Standorte zu bemerken; während *Dioon edule* in Gemeinschaft mit anderen Xerophyten, Opuntien usw. an sonnigen Felshängen wächst, ist *Ceratozamia mexicana* mit einer kraftvoll üppigen Vegetation auf dicht schattigen Standorten bei mäßiger Bodenfeuchtigkeit vergesellschaftet.

#### Verwandtschaftliche Beziehungen.

Literatur: Ch. J. Chamberlain, *Macrozamia Moorei*, a connecting link between living and fossil cycads, in Bot. Gaz. LV (1913) 141—154. —

Die Cycadeen stehen auf derselben Organisationshöhe wie die Coniferen in bezug auf die freien und offenen Carp. der eingeschlechtlichen nackten Blüten und werden daher mit ihnen in der Unterabteilung der Gymnospermen vereinigt, phylogenetische Beziehung zu ihnen haben sie aber offenbar nicht. Sie leiten sich von der Filicales-Gruppe her; eine Übergangsstufe stellen die *Cycadoflices* dar, die gleichfalls wegen ihrer typischen Samenbildung zu den Gymnospermen zu stellen sind, in vielen Merkmalen aber primitiver wie die Cycadeen sind und zu den Farnen hinneigen. Die *Benettitales* gehören wieder wegen ihrer zweigeschlechtlichen Blüten einer anderen Entwicklungsreihe an. Nähtere Verwandtschaft zeigen die rezenten Cycadeen zu keiner ausgestorbenen Gruppe der Gymnospermen. Sie sind die primitivsten aller lebenden Phanerogamen sowohl nach ihrem Blütenbau wie nach ihrem Befruchtungsmodus durch Spermatozoiden. Der Rest einer primitiven Bildung ist auch das Vorkommen von mesarchen Bündeln im Blattstiel der Cycadeen. Die mesarche Struktur der Bündel ist bei paläozoischen Pflanzen (Bennettiten, Medullosen, *Lyginodendron*) weit verbreitet und tritt auch im Stamm zutage, bei den Cycadeen sind nur noch Spuren davon vorhanden; der Verlust hängt wohl mit der früheren und reichlicheren Entwicklung von sekundärem Gewebe zusammen. Im Übrigen ist der allgemeine Abschnitt über die Verwandtschaftsverhältnisse der Coniferen zu vergleichen.

Unter den lebenden Gattungen der Cycadeen sind zwei Wege des Fortschritts bemerkbar; der eine geht von dem lockeren Aggregat der Sporophylle, wie es bei *Cycas* ♀ vorhanden ist, zum kompakten Zapfen mit schildförmigen Sporophyllen, der andere von zahlreichen seitlichen Zapfen, wie sie ausgeprägt bei *Macrozamia Moorei* vorhanden sind, zum einzelnen terminalen Zapfen. In beiden Richtungen können die einzelnen Gattungen verschieden weit fortgeschritten sein.

Die lockere Sporophyll-Krone ist für die *Cycadoflices* charakteristisch, bei den *Benettitales* sind die ♂ Sporophylle in der Blüte locker angeordnet, und es sind ± zahlreiche seitliche Zapfen vorhanden. Beide Merkmale (seitliche Stellung der Zapfen und lockere Anordnung der Sporophylle) sind bei keiner lebenden Cycadeen-Gattung mehr vereint. *Cycas* ♀ hat das noch nicht zum Zapfen zusammengedrängte Sporophyll-Aggregat, doch sind keine seitlichen Auszweigungen vorhanden, die Fruchtblätter werden am Stammgipfel erzeugt, dessen Meristem weiter wächst und nicht in den Zapfen aufgeht. In der Gattung selbst ist *C. revoluta* in bezug auf die Blattatur der Sporophylle noch am ursprünglichsten, andere Arten haben weit weniger eingeschnittene Fruchtblätter und die Zahl der Samenanlagen kann bis auf zwei reduziert sein, wie es dann bei allen anderen Gattungen der Fall ist. Das nächste Stadium stellt *Dioon* dar; der Zapfen ist noch relativ locker und die Sporophylle sind noch blattähnlich; doch ist hier der Zapfen endständig und das Meristem des Gipfels geht in ihm auf. Von *Dioon* aus kommen wir zum kompakten Zapfen der anderen Gattungen mit den schildförmigen Sporophyllen.

In bezug auf die seitliche Entwicklung der Zapfen ist wiederum *Macrozamia* am ursprünglichsten. Bei *Macrozamia Moorei* sind sehr zahlreiche seitliche ♂ Zapfen vor-

handen, die ♀ in geringerer Zahl, ebenso die ♂ und ♀ bei den anderen Arten. Das gleiche gilt für *Encephalartos*. Bei beiden Gattungen wächst der Stammgipfel vegetativ weiter; die anderen Gattungen haben einen terminalen Zapfen (gelegentlich dazu noch einige seitliche), so daß ein Sympodium entsteht, dessen Zusammensetzung aus dem inneren Bau hervorgeht (vgl. bei Anatomie).

**Nutzen und Schaden.** Infolge der Eigenart ihres Wuchses und der oft prachtvollen Ausgestaltung ihrer Krone mit den langen Wedeln sind die Cycadeen gesuchte Gewächshauspflanzen; zahlreiche Arten befinden sich in Kultur. Die Wedel von *Cycas revoluta* (Palmwedel) werden zu Sargdekorationen u. dgl. verwendet und bilden einen wichtigen Artikel der europäischen Handelsgärtnerei.

Eine Anzahl von Arten (*Cycas revoluta*, *C. Rumphii*, *Encephalartos*-Arten) liefern eine Sorte Sago aus dem Mark des Stammes; bei *Encephalartos* wird auch aus dem jüngsten Teil des Stammgipfels eine Art Palmkohl bereitet (vgl. unter *Encephalartos*). Ebenso werden nach W a r b u r g die jungen Blätter von *Cycas Rumphii* auf den Key-Inseln als Gemüse gegessen. Verschiedentlich wird auch der stärkehaltige Same zur Mehlbereitung benutzt (*Cycas*, *Dioon*, *Macrozamia*). Die Verwendung zu Speisezwecken hat nirgends eine größere wirtschaftliche Bedeutung. Von den Liukiu-Inseln berichtet W a r b u r g, daß die Stämme der häufig kultivierten *Cycas revoluta* nur in Notzeiten, bei Zerstörung der Ernte durch die dort häufigen Taifune, zur Stärkegewinnung niedergeschlagen werden dürfen. Eine Reihe von Arten enthalten nicht näher bekannte Giftstoffe in den Blättern. So berichtet C h a m b e r l a i n von der australischen *Macrozamia Moorei*, daß die Blätter für das Vieh gefährlich sind, und daß daher die Pflanze von den Viehzüchtern ausgerottet wird.

#### Einteilung der Familie.

A. Blattfiedern nur mit einem Mittelnerven; Stamm die ♀ Blüte durchwachsend, diese nicht zapfenförmig, Carp. locker gestellt, im oberen Teile ± blattähnlich, allermeist mit mehreren (6—8) am unteren Teile der Carp. randständigen Samenanlagen

I. Cycadoideae Pilger. 1. Cycas.

B. Blattfiedern fiedernervig; Blüte zapfenförmig, Samenanlagen 2.

II. Stangerioideae Pilger. 2. Stangeria.

C. Blattfiedern parallelnervig; Blüte zapfenförmig, Samenanlagen 2.

a. Blätter doppelt gefiedert . . . . . III. Bowenioideae Pilger. 3. Bowenia.

b. Blätter einfach gefiedert.

a. Samenanlagen auf polsterförmigen Erhebungen des Carp., Carp. in einen lockeren Zapfen geordnet, aus eiförmigem Grunde lang verschmälert, flach

IV. Dioonoideae Pilger. 4. Dioon.

β. Samenanlagen einfach sitzend . . . . . V. Zamioideae Pilger.

I. Stam. und Carp. mit schildförmigem Endteil, dieser mit zwei hörnchenförmigen Fortsätzen. — Amerika . . . . . 5. Ceratozamia.

II. Stam. und Carp. mit schildförmigem Endteil, dieser ohne hörnchenförmige Fortsätze.

1. Zapfen klein, Stam. und Carp. in deutlichen, senkrechten Längsreihen; Blätter einzeln entwickelt; meist kleinere bis kleine Pflanzen. — Amerika.

6. Zamia.

2. Zapfen groß, Längsreihen nicht ausgeprägt; Blätter in Gruppen hervorkommend; oft starke und hochwüchsige Pflanzen. — Afrika.

7. Encephalartos.

III. Stam. und Carp. in eine Spitze ausgezogen oder mit abgesetzter Spitze. — Australien . . . . . 8. Macrozamia.

IV. Stam. flach, Carp. mit schildförmigem Endteil. — Cuba. . . . . 9. Microcycas.

Die Tribus-Bezeichnungen *Zamiaeae* und *Cycadeae* werden zuerst von R e i c h e n b a c h (Consp. Regn. Veg. [1828] 40) gebraucht, der bei den *Zamiaeae* nur *Zamia* und *Arthrozamia* (nicht beschrieben, = *Encephalartos*), bei dem *Cycadeae* nur *Cycas* aufführt. M i q u e l (Prodr. [1861] 5) gibt folgende Einteilung: Tribus I *Cycadinae* (*Cycas*), Tribus II *Stangerieae* (*Stangeria*), Tribus III *Encephalartaeae* (*Macrozamia*, *Encephalartos*, *Lepidozamia*), Tribus IV *Zamiaeae* (*Dioon*, *Ceratozamia*, *Zamia*). Bei R e g e l werden besondere Tribus nicht unterschieden. A. De C a n d o l l e (Prodr.

XVI. II. [1868] 525) teilt die Cycadeen in Tribus I *Cycadeae (Cycas)*, Tribus II *Encephalarteae*, Subtribus 1. *Stangerieae (Stangeria)*, Subtribus 2. *Encephalarteae (Encephalartos, Bowenia, Macrozamia, Dioon)*, Tribus III *Zamieae (Microcycas, Zamia, Ceratozamia, Lepidozamia)*. Benth am (Gen. Plant. III [1880] 443–444) hat nur 2 Tribus: *Cycadeae (Cycas)* und *Encephalarteae* mit den Subtribus *Euencephalarteae (Dioon, Macrozamia, Encephalartos)*, *Stangerieae (Stangeria)*, *Zamieae (Bownia, Ceratozamia, Microcycas, Zamia)*. Eichler (N. P. Fam. II. 1. [1887] 20) unterscheidet I. *Cycadeae (Cycas)* II. *Zamieae a. Stangerieae (Stangeria) b. Euzamieae (Bownia, Dioon, Encephalartos, Macrozamia, Zamia, Ceratozamia, Microcycas)*. Ähnlich A. Engler (Syllabus der Vorles. [1892] 60): § *Cycadeae (Cycas)*, § *Zamieae \* Stangeriinae (Stangeria)*, \* *Zamiinae (Dioon, Encephalartos, Zamia, Ceratozamia)*. Die übrigen Gattungen werden nicht erwähnt. In der 8. Auflage (1919) werden die *Stangerieae (Stangeria)* den beiden anderen Gruppen gleichwertig gegenübergestellt. J. Hutchinson (Kew Bull. 1924, 49–50) unterscheidet I. *Cycadeae (Cycas)* II. *Encephalarteae* 1. *Encephalartineae (Dioon, Macrozamia, Encephalartos)* 2. *Stangerineae (Stangeria)* 3. *Zamineae (Bownia, Ceratozamia, Microcycas, Zamia)*. R. Wetstein (Handbuch der systematischen Botanik, 3. Aufl. I [1923] 423) unterscheidet 2 Familien: *Cycadaceae* (nur *Cycas*) und *Zamiaceae* (die übrigen Gattungen).

Wie ersichtlich, drückt sich in der Gruppierung der neuerdings allgemein anerkannten 9 rezenten Gattungen der Cycadeen (*Lepidozamia* ist mit *Macrozamia* zu vereinigen, vergl. dort) eine recht verschiedene Auffassung betreffend der Verwandtschaftsverhältnisse der Gattungen aus. Die Gattungen sind, wie es bei einer Familie, von der heute nur noch Reste einer ehemals viel reicherer Entwicklung vorhanden sind, großenteils sehr selbständige Typen. Ich habe dementsprechend vier Unterfamilien unterschieden, von denen drei nur eine Gattung enthalten. *Dioon* scheint mir nicht mit den *Zamioideae*, deren Gattungen einander näher stehen, vereinigt werden zu können; in bezug auf den lockeren Zapfen und die nächst *Cycas* am meisten blattähnliche Gestalt der Carp. nähert es sich dieser Gattung. *Microcycas* war bislang wenig bekannt, erst neuere Forschungen haben die eigentümlichen Verhältnisse bei der Befruchtung bekannt gemacht (vergl. dort), die neben den morphologischen Merkmalen *M. calocoma* als eigene Gattung charakterisieren.

1. *Cycas* L. Spec. Plant. ed. I (1753) 1188; Warburg, Monsunia I (1900) 178–181. (*Todda-Pana* Adans. Familles des Plantes II [1763] 25 et 611.) — ♂ Zapfen mit vielen keilförmigen Stam., diese unterseits mit zahlreichen Sporangien, meist in eine scharfe Spitze plötzlich verschmälert. Carp. (Fig. 61) zahlreich um die Stamm spitze gedrängt, zuerst aufrecht und einen lockeren Zapfen bildend, dann ab spreizend, dicklich, lang, flach, lang gestielt, jederseits an schmalem Mittelteil seitlich 1–5 gegenständige oder abwechselnde, voneinander entfernte, ± eingesenkte Samenanlagen tragend; steriler Endteil verlängert, lanzettlich bis eiförmig, gezähnt bis fiederlappig eingeschnitten; Samen groß mit harter Steinschicht. — Stammbildend, Stamm dauernd gepanzert; Blätter gefiedert, Fiedern 1-nervig, nach dem Stiel zu oft in Dornen umgewandelt; in der Knospenlage die Rhachis gerade, die Fiedern eingerollt. — *Cycas* bei Theophrast eine Palmenart. Typische Art: *C. circinalis* L.

Zirka 15 Arten von SüdJapan und Südchina bis Madagaskar und dem Sambesi-Delta auf dem afrikanischen Festland, in Malesien, Papuasien, NO.-Australien und auf den Inseln Polynesiens.

A. Samenanlagen an jedem Carp. mehr als zwei. Aa. Steriler Endteil des Carp. fiederlappig eingeschnitten. *C. revoluta* Thunb. in SüdJapan, Liukü, Formosa, in China in Yünnan, Kwangsi und Kwangtung, in der Kultur weit verbreitet; stammbildend, Blattkrone mit zahlreichen starren bis 2 m langen Blättern, Fiedern zahlreich, schmal, bis 15–18 cm lang, stachelspitzig, Rand nach unten gebogen, Blattstiel mit Stacheln; Carp. bis ca. 20 cm lang, dicht gelblich wollig-filzig, steriler Endteil breit, mit zahlreichen schmalen, in eine starre Spitze ausgehenden Fiederlappen; Samen 5–6, rundlich, zuerst stark wollig behaart, schließlich verkahlend, orange, Japan. Name Sotetsu. — *C. pectinata* Griff. in NO.-Indien; Stamm bis 3 m hoch, steriler Endteil des Carp. breit, kreisförmig, tief schmal kammförmig eingeschnitten. — *C. Beddomei* Dyer in Südindien (Madras); Stamm niedrig, sehr schmale Blattfiedern am Rande stark eingerollt. — *C. siamensis* Miq. in Burma, Siam und Cochinchina; steriler Endteil des Carp. eiförmig-rhombisch. — *C. taiwaniana* Carruthers in Formosa, verwandt mit *C. revoluta*, aber die schmalen Fiedern flach. — *C. Micholitzii* Dyer in Annam, ausgezeichnet durch die 1–2-mal tief dichotomisch eingeschnittenen Blattfiedern, Stamm ganz kurz, öfters fast ganz unterirdisch. — Ab. Steriler Endteil des Carp. weniger eingeschnitten, nur gezähnt oder fast ganzrandig. *C. circinalis* L. in Südindien, Ceylon, Westmalesien (Java, Sumatra), Formosa, Philippinen; Stamm bis 5–6 m hoch; Blätter bis 2½ m lang, Fiedern zahlreich flach, linealisch-lanzettlich, stachelspitzig, bis 30 cm lang und über 1 cm breit; ♂ Zapfen bis 20 cm lang, Stam. locker dachig, aus kurzem Stiel keilförmig, spathulig mit aufgebogener, scharfer, steriler Spitze, fleischig, oberseits mit dicker Rippe, unterseits konvex und bis auf die abgesetzte Spitze überall sporangientragend, Sporangien einzeln oder in Gruppen bis 4; ♀ Zapfen jung eiförmig-kugelig, ziemlich locker, Carp. dick lederig, rötlich behaart, bis 30 cm lang, im Umfang lanzettlich,

langgestielt, mit 6—8 kahlen Samenanlagen, steriler Endteil kaum verbreitert, lang zugespitzt, nach oben zu  $\pm$  gesägt; Samo elliptisch-kugelig, bis zur Größe eines kleinen Hühnereis, glänzend. — *C. Rumphii* Miq., in Malesien (Celebes, Timor), Papuasien (Neu-Guinea), Polynesien (Karolinen, Mariannen, Timor usw.); verwandt mit voriger Art, aber ausgezeichnet durch kaum gespitzte Staubblätter und dreieckig verbreiterten Endteil des Carp. — *C. Schumanniana* Lauterb. in Neuguinea, mit schmaleren Blattfiedern. — *C. Thourasii* R. Br., auf den Komoren, N.- und O.-Madagaskar, eingeführt auf Mauritius und in Ostafrika, vielleicht heimisch im Sambesidelta; bis 6 m hoch, Blätter bis 3 m lang, mit kahlem Stiel; ♂ Zapfen bis 30—40 cm lang, Stam. mit stark aufgebogener hakiger Spitze; Samen bis 7 cm lang und bis 6 cm breit, der harte Stein bis 6,5 cm lang. — *C. media* R. Br. in Queensland.

B. Samenanlagen zwei am Carp. *C. Normanbyana* F. Muell. in Queensland; Stamm bis 3 bis 4 m hoch, steriler Endteil des Carp. lang lanzettlich, Samen orange. — *C. cairnsiana* F. Muell. in Queensland; steriler Endteil des Carp. rhombisch-lanzettlich, Blattfiedern schmal, mit zurückgebogenem Rand.

2. *Stangeria* T. Moore in Hook. Lond. Journ. Bot. and Kew Gard. Misc. V (1853) 228; J. Smith l. c. VI (1854) 88; Hook. f. in Bot. Mag. t. 5121 (1859); Ch. J. Chamberlain in Bot. Gaz. LXI (1916) 353—372, T. 24—26 a. — Zapfen einzeln, kurzgestielt, ihr Stiel wenig über den Erdboden hervorkommend. ♂ Zapfen zylindrisch; Stam. dachig deckend, kurz gestielt, basaler Teil der Schuppen horizontal abstehend, breit keilförmig, unterseits auf der ganzen Fläche bis 150 ovale in undeutlichen Gruppen von 2—7 stehende Sporangien tragend, oberer steriler Teil aufgebogen, breitgezogen dreieckig-eiförmig, behaart. ♀ Zapfen außen dicht behaart; Carp. breit gerundet, mit dünnem Rande; von innen gesehen breit eiförmig, konkav, jederseits am Grunde in einer Höhlung eine Samenanlage tragend; reifer Same kräftig orangefarbig. — Stamm unterirdisch, knollig, mit starker Hauptwurzel und 2—4 kurzen Ästen am oberen Ende, ungepanzert, glatt, da die Blätter ganz abbrechen; Blätter wenige, einzeln oder einige im Jahr gebildet, einfach gefiedert, Stiel am Grunde dicht wollig, Fiedern mit starker Mittelrippe und zahlreichen feinen, von ihr fast senkrecht ausgehenden Seitennerven, die nahe dem Grunde meist einmal, selten zweimal gebaet sind. Name nach Dr. Stanger, Surveyor General of Natal, der die Pflanze 1851 nach England sandte. —

Eine Art, *St. paradox* T. Moore in Natal, Pondoland und westlich bis in die Gegend von Port Elisabeth reichend, im Grasland häufig in einzeln zerstreut wachsenden Exemplaren vorkommend; die bis meterlangen, aber oft kleineren Blätter sind in Form und Randbildung stark variabel, Fiedern bis zu 24, paarig oder auch  $\pm$  abwechselnd, bis 40 cm lang, oval-lanzettlich,  $\pm$  gesägt bis tief eingeschnitten, oder kleiner, lediglich und ganzrandig (letztere Form als *St. Katzeri* Regel beschrieben). ♂ Zapfen 8—20 cm lang, ♀ 5—8 cm.

*Stangeria* wurde zuerst von D r e g e und von G u e i n z i u s bei Port Natal gesammelt und von K u n z e als *Lomaria coriacea* bestimmt (Linnaea X [1836] 506); in der Tat ist *Stangeria* in ihrem Blattbau, besonders auch in ihrer Nervatur, die farnähnlichste Cycadeen-Form; später benannte sie K u n z e (Linnaea XIII [1839] 152 und XVIII [1844] 116) als *Lomaria eriopus* Kunze, doch ohne eine als Artdiagnose zu bewertende Charakteristik zu geben, so daß der Artnamen *St. paradox* bestehen bleiben muß.

3. *Bowenia* Hook. f. in Bot. Mag. T. 5398 (1863) u. 6008 (1872); Chamberlain in Bot. Gaz. LIV (1912) 419—423. — ♂ Zapfen dicht, wenige cm lang; Stam. obovat-keilförmig, sehr kurz gestielt, unterseits vom Grunde bis zur Mitte sporangientragend, oben abgeschnitten und behaart. Carp. mit ziemlich langem, nach oben verbreitertem Stiel, quer verbreitert, oben abgeflacht ohne Spitzen, von außen gesehen ungefähr sechskantig, am Grunde der herabhängenden Samenanlagen wenig vertieft; Fruchtzapfen bis 10 cm lang, kuglig-ellipsoidisch, zuletzt stark aufgelockert, Samen eiförmig-kuglig, mit dick krustenförmiger Schale. — Stamm unterirdisch, kurz, rübenförmig bis kugelig; Blätter wenige, groß, locker doppelt gefiedert, lang gestielt, primäre Abschnitte wenige, untere meist zu 3—4, obere gepaart, sekundäre Fiedern 9—25, meist alternierend, groß, kurz gestielt oder fast sitzend, schief sichelförmig-lanzettlich bis fast eiförmig, Nerven bis 20 parallel, öfters gabelig geteilt. — Namen nach G. T. B o w e n , dem ersten Gouverneur von Queensland.

2 Arten in Nordostaustralien, Queensland, vom nördlichen Teile bis zur Breite von Rockhampton. *B. spectabilis* Hook. f. (Fig. 77) mit unterirdischem rübenförmigem, bis m-langem Stamm mit 1—2, manchmal auch 4—5 dünnen, blätter- und zapfentragenden Zweigen am Ende; Blätter wenige, 1—2 m lang, Fiedern ganzrandig, 8—16 cm lang. — *B. serrulata* (André) Chamberlain mit fast kugeligem, kopfgrößem Stamm mit 5—20 dünnen Zweigen am Gipfel, die etwas über die Erdoberfläche treten und je ein Blatt tragen; Fiedern am Rande gesägt; im südlichen Teile des Verbreitungsgebietes.

4. *Dioon* Lindl., Bot. Reg. (1843) Misc. 59 (*Dion*\*) ; Miq. in Linnaea XXI (1848) 567 (*Platyzamia* Zucc. in Abh. Akad. München IV [1845] 23, T. 4). — ♂ Zapfen zylindrisch, sitzend, am Grunde von lanzettlichen Schuppenblättern umgeben, außen weißfilzig; Stam. lang, flach, dachig, auf der Unterseite im größten Teil sporangientragend, hier aus schmaler Basis lang keilförmig verbreitert, oberer steriler Teil aufgebogen, eiförmig, außen wollig-filzig (bei den Stam. im mittleren Teil des Zapfens bedecken die Sporangien den fertilen Teil der Unterseite ganz, bei denen im oberen und unteren Teil des Zapfens sind sie durch eine sterile Mittellinie in zwei Felder geteilt); Sporangien 100—300 am Staubblatt, in

Gruppen von 3—5. ♀ Zapfen breit eiförmig, außen dicht wollig-filzig, Carp. (Fig. 62) nächst denen von *Cycas* am meisten blattartig, verhältnismäßig locker gestellt, kurzgestielt, aus eiförmigem Grunde lang verschmälert, außen (und bei ± sterilen oberen und unteren Schuppen auch an Teilen der Innenseite) dicht wollig-filzig; Samenanlagen zwei jederseits am Grunde des Carp. rechts und links vom Stiel, auf einer polsterförmigen Anschwellung des Carp. und von dieser an ihrem Grunde umgeben, auch öfters durch einen Auswuchs des Carp. mit einer Art Stiel versehen; Samen kantig-eiförmig bis fast kugelig. — Stammbildend, Stamm gepanzert, mit reicher Blattkrone; Blätter lang, einfach gefiedert, Fiedern zahlreich, dicht gestellt, starr, breit an der Rhachis aufsitzend, herablaufend, parallelnervig.

8—4 Arten im mittleren und südlichen Mexiko, am längsten bekannt *D. edule* Lindl. in San Luis Potosi und Vera Cruz, mit 1—3 m hohem, kräftigem, gepanzertem Stamm; Fiedern sehr zahlreich, lanzettlich starr, stachelspitzig, bis 13 cm lang, nicht mit der Rhachis gegliedert; ♂ Zapfen 10—20 cm lang, 7 bis 11 cm im Durchmesser, Stam. bis 4 cm lang; Fruchtzapfen 20—30 cm lang, 12 bis 20 cm im Durchmesser, Carp. 10 bis 12 cm lang, Samen ca. 3 : 2 cm, bis fast zur Reife weiß, dann orange; das stärke-reiche Endosperm wird gegessen; Dolores Palm oder Tio Tamal der Eingeborenen. — *D. spinulosum* Dyer mit stachelzähnigen Blattfiedern, in Taxtla und

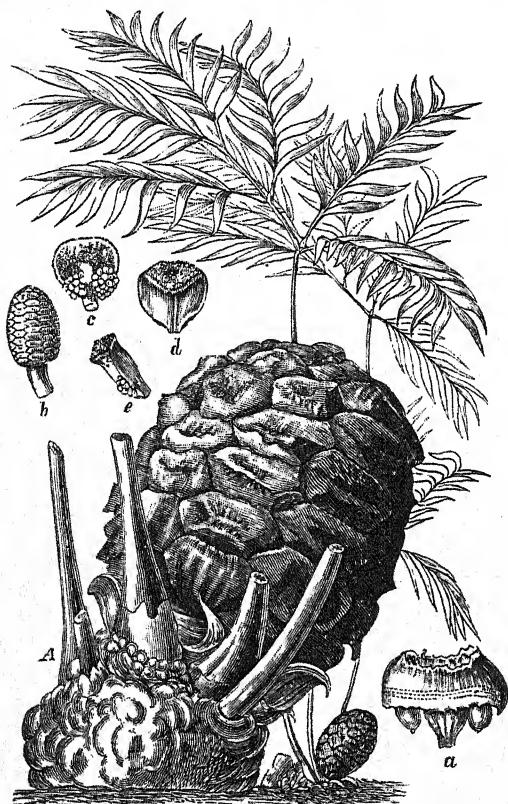


Fig. 77. *Bowenia spectabilis*, nach Bot. Mag. Taf. 6008; weibl. Pflanze, rechts bedeutend verkleinert, links der Zapfen in halber Größe; a Fruchtblatt, b männliche Blüte, noch jung, verkleinert, c Staubblatt von unten, d von oben, e von der Seite. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 21.)

Yucatan. — *D. Purpusii* Rose in Puebla, mit kürzeren Blattfiedern, Fruchtblätter 10—15 cm lang, Samen fast kugelig, 4 cm im Durchmesser.

5. *Ceratozamia* Brongn. in Ann. Sc. Nat. Ser. 3, V (1846) 7 T. 1; Ch. J. Chamberlain in Bot. Gaz. LIII (1912) 1—19, T. 1. (*Dipsacozamia* Lehm. ex Lindl. Veg. Kingd. (1847) 225, nomen!) — ♂ Zapfen kurzgestielt; Stam. in Längsreihen angeordnet, senkrecht von der Zapfenspindel abstehend, bis über die Mitte hinaus dreieckig und unterseits dicht gleichmäßig mit zu 3—4 stehenden Sporangien bedeckt, Endteil schmäler und dicker, an den beiden äußeren Ecken in 2 scharf abgesetzte divergierende hörnchenartige Spitzen ausgehend. ♀ Zapfen dichtgeschlossen, Carp. in Längsreihen, mit schmalem Stiel, Endteil

\*) Lindley schrieb l. c. *Dion* und leitet den Namen ab von *διον* et *ων* Miquel führt in Linnaea XIX (1847) 414 an: *Dion* (*Dioon*?); seitdem ist die Schreibweise *Dioon* beibehalten worden.

abgeflacht, dick, von außen gesehen regelmäßig sechseckig, mit 2 auf der Mittellinie des Sechseckes stehenden divergierenden abgesetzten hörnchenartigen, harten und scharfen Spitzen; Samenanlagen 2 neben dem Stiel, von der unteren abgeflachten wölbigen behaarten Seite des Endteils hängend. — Stamm kurz, von den persistierenden Blattbasen gepanzert; Blätter locker fiederteilig, Fiedern parallelnervig, meist ziemlich breit, starr. — Name von *zēqas* (Horn) und *Zamia*. — Typische Art *C. mexicana* Brongn. —

Zirka 4 Arten im südöstlichen Mexiko. *C. mexicana* Brongn., in Jalapa, Stamm bis 2 m hoch, ziemlich dünn, oft gebogen und niederliegend; Blätter bis zu 20 in der Krone, bis 2 m lang, jederseits mit 40—50 lederigen, lanzettlichen oder oblong-lanzettlichen, etwas sichelförmig gebogenen, bis 30 cm langen und 2—4 cm breiten Fiedern; Fiedern je nach dem Alter der Pflanze von verschiedener Länge und Breite (danach nach Kulturexemplaren mehrere Arten beschrieben); ♂ Zapfen verlängert schmal konisch, 15 bis über 20 cm lang; ♀ Zapfen bis 30 cm lang, ungefähr zylindrisch, Endteil der Carp. nach außen schwach konvex; Samenanlagen bis 180; Samen bis 2,6 : 1,8 cm, reif weiß, mit ziemlich dünner Steinschicht. — *C. Miqueliania* Wendl., Blattfiedern bis 6 cm breit; ♀ Zapfen ungefähr eiförmig, Endfläche der Carp. mit deutlicher Kante in der Mitte des sechseckigen Feldes, die seitlich in die unregelmäßig gebogenen Hörnchen ausgeht, die länger als bei *C. mexicana* sind. — *C. Kuesteriana* Regel mit schmalen Blattfiedern.

6. *Zamia* L. Spec. Pl. ed. II (1763) 1659 (*Palma-Filix* Adans., Familles des Plantes II [1763] 21. — *Aulacophyllum* Reg., in Gartenflora XXV [1876] 140. — *Palmifolium* [Trew] O. Ktze., Rev. Gen. II [1891] 803). — Zapfen klein, einzeln oder bis viele, kurz gestielt, am Ende durch die in einen soliden Körper vereinigten sterilen Schuppen ± gespitzt, kahl oder die Stam. und Carp. außen kurz filzig behaart. Stam. und Carp. von außen gesehen in Längsreihen angeordnet, schildförmig aneinanderschließend. ♂ Zapfen oblong bis zylindrisch, Stam. mit dickem, ± verbreitertem sporangientragenden Teil, Sporangien wenig zahlreich, die ganze Fläche bedeckend oder in zwei getrennten Feldern angeordnet, Endteil schildförmig, dick, von außen gesehen ± regelmäßig sechskantig, breiter als hoch, flach oder eine kleinere Mittelfläche konisch emporgehoben; von dieser Mittelfläche laufen dann Kanten zu den sechs Ecken des Schildes. ♀ Zapfen dem ♂ ähnlich, aber größer und dicker, Carp. weniger zahlreich, an den Seiten des dicken Stiels mit zwei Samenanlagen, Endteil wie bei den Staubblättern flach oder mit erhobenem kleinen Schildchen oder auch mit quergestellter Furche. — Durchschnittlich kleine bis kleinere Formen; Stamm ganz unterirdisch, rübenförmig, oder oberirdisch niedrig, nur mit den Blattnarben bedeckt, da die Blätter bald gänzlich abfallen; Blätter wenige, einzeln nacheinander entwickelt, locker gefiedert, Stiel glatt oder mit Stacheln besetzt, Rhachis in der Knospenlage aufrecht oder wenig eingebogen, Fiedern breit oder schmal, von der Rhachis sich abgliedernd, parallelnervig. — Typische Art *Z. pumila* L.

Ungefähr 30 Arten im tropischen und subtropischen Amerika, nördlich bis Florida, dann besonders in Zentralamerika und Westindien verbreitet, in Südamerika im tropisch-andinen Gebiet, südlich bis Bolivien, nach Osten in Brasilien bis zu den Staaten Para und Mato Grosso.

A. De Candolle (in Prodr. XVI. 2) bildet die beiden Sektionen *Chigua* und *Euzamia*. Bei der letzteren ist das Schild der Stam. ± flach, sechskantig, bei der ersten hat es ein erhabenes Mittelschildchen, so daß sieben kleine Flächen vorhanden sind, das Mittelschildchen und sechs schräge Seitenflächen (vgl. Gattungsbeschreibung). Da zwischen den Formen Übergänge vorhanden sind, lassen sich die Sektionen kaum halten, auch sind die ♂ Zapfen vielfach noch nicht bekannt, so daß die Einreichung der Arten nicht möglich ist.

A. Fiedern groß, breit, oblong oder breit lanzettlich. Aa. Blattstiel bestachelt. Aaa. Fiedern im oberen Teil gesägt. *Z. muricata* Willd. in Venezuela; Stamm niedrig, Blätter bis  $\frac{3}{4}$  m lang. — *Z. Skinneri* Warszew. in Panama, mit aufrechtem Stamm, Blätter wenige, Fiedern nur 7—11, im oberen Teil stachlig-gesägt, Schuppenblätter lanzettlich, lang verschmälert; ♂ Zapfen zu 3—4, rostbraun behaart, Stam. mit konisch erhobenem Mittelschildchen, ungefähr gleichmäßig sechseckig. — *Z. Wallisii* A. Braun in Kolumbien, mit dick zylindrischem niedrigem Stamm, der vorigen

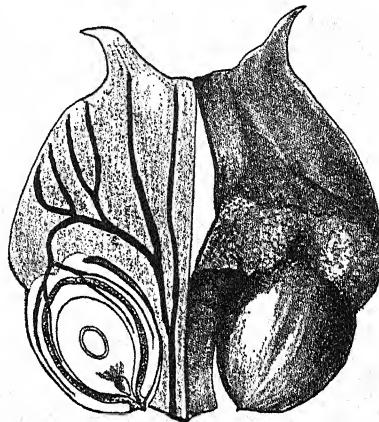


Fig. 78. Fruchtblatt von *Ceratozamia*. (Nach J. Schuster.)

Art verwandt, aber mit breit dreieckigen, kurz verschmälerten Schuppenblättern; ♂ Zapfen bis 10 cm lang. — *Z. Ulei* Dammer, im Amazonasgebiet am oberen Juruá, stammlos; Blätter groß mit 1 m langem Stiel, Fiedern jederseits 5—8, sichelförmig, bis 50 cm lang und 6 cm breit; ♀ Zapfen 20 cm lang und 6 cm im Durchmesser, Carp. in 9 Längsreihen, das sechskantige Schild 12 mm hoch und 22 mm breit, Samen 15 mm lang. *Aaß.* Fiedern ganzrandig. *Z. Tuerckheimii* Donn. Sm. in Guatemala; Stamm 1,5—3 m lang, zuerst hängend, dann ansteigend; Fiedern 14 auf jeder Seite, breit ob lanceolat, 19—24 cm lang, 4—5 cm breit, mit ungefähr 40 Nerven; ♂ Zapfen schmal zylindrisch, 14 cm lang, Stam. mit konisch erhobenem Schildchen; ♀ Zapfen 18 cm lang, Schild quer-gezogen sechskantig, mit Querfurche. *Ab.* Blattstiel unbestachelt. *Z. Poeppigiana* Mart. et Eichl. in Ostperu; lebt auf verfaulenden Baumstümpfen, mit kriechendem, wurzelndem Stamm; Fiedern 12—14 jederseits, bis 35 cm lang, breit sichelförmig-lanzettlich, im oberen Teil fein deutlich gesägt, 30—40-nervig, ♂ Zapfen 25 cm lang, Stam. in 14 Längsreihen, sporangientragender Teil breit dreieckig, Felder der Sporangien durch eine sterile Mittellinie getrennt. Endteil mit konisch erhobenem Mittelschildchen. — *Z. obliqua* A. Braun in Kolumbien; mit schlankem, bis 2½ m hohem Stamm; Fiedern 6 jederseits, eiförmig oblong, nach oben zu stachelig-gesägt; ♀ Zapfen dicht zylindrisch, Schilder mit erhabenem Schildchen.

**B.** Fiedern lanzettlich, mittelgroß. **Ba.** Blattstiel bestachelt. *Z. Loddigesii* Miq.; Stamm niedrig, zylindrisch; Blätter bis gegen 1 m lang, Fiedern lanzettlich oder linealisch-lanzettlich, bis 19 cm lang und 1,5 cm breit, 22—27-nervig, von der Spitze bis unter die Mitte gesägt. — *Z. Leocointei* Ducke, in Brasilien, Staat Pará; Stamm zum größten Teil unterirdisch; Blattstiel bis 60 cm lang, Fiedern jederseits 30—39, linealisch-lanzettlich, 30—37 cm lang, 1—1,5 cm breit, 15—25-nervig,

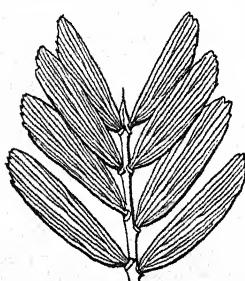


Fig. 79. Blattspitze von *Zamia pumila* L. (Nach J. Schuster.)

schmal zusammengezogener Fiedern jederseits, 10—12 cm lang, 1,5 cm breit, 10—12-nervig, von der Spitze bis unter die Mitte gesägt; ♂ Zapfen zylindrisch, 6 cm lang, Schilder klein, sechseckig, kurz filzig. — *Z. boliviiana* (Bronn.) A. DC. (*Z. Brongniartii* Wedd.), in Bolivien und Matto Grosso; mit unterirdischem Stamm; Fiedern 10—18 jederseits, linealisch-lanzettlich, bis 25 cm lang, ganzrandig oder ein wenig gesägt; Zapfen einzeln, ♂ bis 10 cm lang, Stam. in 8 Reihen.

**C.** Fiedern klein, breitlich. — *Z. pumila* L. auf Kuba; klein, mit unterirdischem Stamm; Blätter wenige, klein, Blattstiel unbestachelt, Fiedern 10—17 jederseits, locker angeordnet, oblong, stumpf, mit Basis aufsitzend, 3—5 cm lang, 7—8 mm breit, im oberen Teil deutlich fein gesägt; ♀ Zapfen ellipsoidisch, 5 cm lang, Stiel bis 3 cm lang, Schild des Carp. flach, Samen etwas über 1 cm lang. (Es ist zweifelhaft, ob diese kubanische Art wirklich die von Linne beschriebene Art ist, die von Hispaniola stammen soll und nur auf eine Abbildung von Commelin hin aufgestellt worden ist.)

**D.** Fiedern linealisch bis schmal linealisch, Blattstiel unbestachelt. *Z. angustifolia* Jacq. auf den Bahamas, Fiedern ganzrandig. — *Z. multifoliolata* A. DC., auf Cuba; stammlos, Fiedern zahlreich, locker angeordnet, sehr schmal linealisch, ganzrandig; ♂ Zapfen zylindrisch, 3 cm lang. — *Z. portoricensis* Urban, auf Portorico, verwandt mit *Z. angustifolia*; Blätter mit 20—24 Fiedern jederseits, ♂ Zapfen zylindrisch, 5 cm lang, Schild sechskantig, braunfilzig.

**7. Encephalartos** Lehmann, Nov. et minus cogn. stirp. pugillus VI. (1834) 2; A. Braun, Bemerkungen über einige Cycadeen, in Sitz. Ber. naturf. Freunde 17. X. 1876, 113—115; D. Prain in Fl. Trop. Afr. VI. 2. (1917) 346—354. (*Arthrozamia* Reichenb. Conspl. [1828] 40, nomen!). — ♂ und ♀ Zapfen einzeln oder bis 10 in einer Krone. ♀ Zapfen kurz gestielt, im Umriß oblong bis eiförmig, meist groß (Frucht bis ½ m lang), Carp. (vgl. über diese den allgemeinen Teil) dachig, dicht geschlossen und die Samenanlagen versteckend, diese erst zur Fruchtzeit die Carp. auseinanderdrängend; Carp. lang gestielt, Endteil schildförmig, rhombisch, abgeflacht oder ± kegelförmig vorgezogen, mit oder ohne deutliche kleinere Abstutzungsfäche, kahl oder ± dicht wollig-filzig behaart; Samenanlagen 2 neben dem oben bogenförmig verbreiterten Stiel; Samen ellipsoidisch oder oblong, gewöhnlich durch Druck etwas kantig. ♂ Zapfen zylindrisch bis oblong, oft groß, Staubblätter dicht dachig, unterer sporangientragender Teil keilförmig bis breit dreieckig, unterseits dicht mit Sporangien bedeckt, Endteil schmaler schildförmig als beim Carp., etwas herabgebogen, mit oder ohne kleinere Abstutzungsfäche, kahl oder behaart. — Stamm niedrig, öfters im

Umfang ellipsoidisch, oder säulenförmig bis 10 m hoch (*E. Laurentianus* De Wild. im Kongogebiet), gelegentlich verzweigt, von lederigen Schuppen und holzigen Basen der Blattstiele bedeckt; Schuppenblätter oft reichlich wollig-filzig behaart; Blätter aufrecht oder die äußeren geneigt, gefiedert; Fiedern zahlreich, linealisch-lanzettlich bis eiförmig-lanzettlich, meist sehr starr, stachelspitzig, am Rande oft stachelzählig, längs dicht viel-

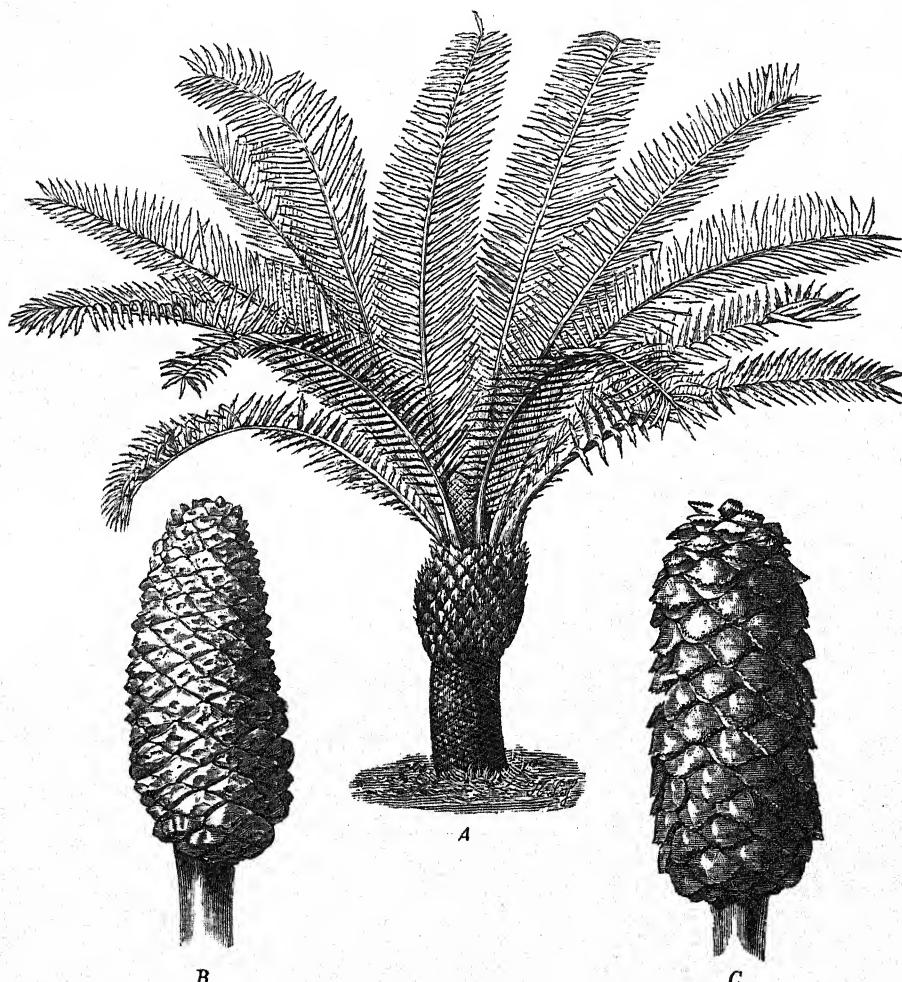


Fig. 80. A *Encephalartos Hildebrandtii*, blühende weibliche Pflanze. B Blüte derselben. C Weibl. Blüte von *E. villosus*. A um das 10fache, B u. C um das 5fache verkleinert, nach der Natur.  
(E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 23.)

nervig, in der Jugend öfters behaart, in der Knospenlage gerade. — Der Name nach dem Autor L e h m a n n l. c. von *εγκεφαλος* (Gehirn) und *ἄρτος* (Brot); die Verwendung der Pflanze, von der der Name ausgeht, wird verschieden angegeben. Teils wird erwähnt, daß bei einigen Arten, z. B. *E. caffer*, aus dem stärkehaltigen Mark von den Eingeborenen eine Art Sago bereitet wird (M a r l o t h), teils, daß (ähnlich wie beim Palmkohl) der Stammgipfel mit den unentwickelten Blättern herausgenommen, eine Zeitlang in der Erde vergraben und dann geknetet und verbacken wird (Thunberg, vgl. Bot. Mag. t. 4903), Kaffir- oder Caffer-bread. — Typische Art: *E. caffer* (Thunb.) Lehm. —

Zirka 15 Arten im südöstlichen und tropischen Afrika, in Südafrika von der Gegend der Algoabay an nördlich und nordöstlich, im westlichen und östlichen tropischen Afrika, nördlich bis zur Goldküste, dem Ubangi-Schari-Gebiet, dem Niam-Niam-Gebiet und Uganda; an trocknen Standorten, in Steppengebieten, Buschgehölzen und an felsigen Abhängen.

**A.** Endteil des Carp. rhombisch, nach unten gezogen, ohne deutliche Abstutzungsfläche (vgl. den allgemeinen Teil). *E. villosus* Lemaire, in Natal; mit kurzem Stamm, Blätter bis 2 m lang, Fiedern in 60—90 Paaren, linealisch-lanzettlich oder fast sichelförmig, gezähnt; ♀ Zapfen bis über 40 cm lang, Samen die Carp. auseinanderdrängend, 3 cm lang, lebhaft rot; ♂ Zapfen bis halbmeterlang, Staubblätter mit dreieckigem Endteil, dessen unterer Rand gekerbt ist. — *E. Frederici Guilleminii* Lehm., in der Provinz Albany (= *E. cycadifolius* [Jacq.] Lehm. ?) mit linealischen, in der Jugend behaarten Fiedern und dicht behaartem Fruchtblatt-Schatt; stammbildend. —

**B.** Endteil des Carp. breitgezogen rhombisch, mit deutlicher kleinerer Abstutzungsfläche am unteren von außen sichtbaren Rande, diese aber nicht kegelförmig emporgehoben. *E. Hildebrandtii* A. Braun et Bouché, vom Sansibar-Küstengebiet bis Britisch-Ostafrika; Stamm bis 6 m hoch; Blätter bis 3 m lang, in der Jugend ebenso wie die Schuppenblätter weißwollig, Fiedern lanzettlich, jederseits mit einigen Zähnen; ♂ Zapfen schmal, bis 45 cm lang; ♀ Zapfen bis 40 cm lang, rhombisches Feld des Carp. bis 5 cm breit, 7—8 mm hoch, Stiel 2 $\frac{1}{2}$  cm lang; Samen lebhaft rot. — *E. Barteri* Carruth., in Nigeria, Dahomey, Togo; mit sehr niedrigem, ellipsoidischem Stamm; Blätter dünnledrig, hellgrün; sporangientragender Teil des Stam. sehr breit dreieckig. — *E. gratus* Prain, in Nyassa-Land, mit kurzem, kugeligem oder ellipsoidischem Stamm; Fiedern deutlich sichelförmig.

**C.** Endteil des Carp. mit deutlicher Abstutzungsfläche, diese durch kegelförmige Verlängerung des Endteils emporgehoben. *E. Altensteinii* Lehm., in der Provinz Albany; Stamm bis 5 m hoch, zylindrisch; Blätter zahlreich in der Krone, bis 3 m lang, Fiedern linealisch-oblong; ♀ Zapfen eiförmig, 30 cm lang. — *E. caffer* Miq., in Kaffernland; mit kurzem Stamm; Blätter starr, Fiedern ganzrandig. — *E. Lehmannianus* (Eckl. et Zeyh.) Engler, im Karroogebiet; ♀ Zapfen bis 1 $\frac{1}{2}$  m lang. — *E. Poggei* Aschers., im Kongogebiet; Stamm nur 1 $\frac{1}{2}$  m hoch, dick; Blätter graugrün, ♀ Zapfen bis 25 cm lang. —

Die südafrikanischen Arten sind ihrer systematischen Stellung nach teilweise noch nicht sicher bekannt, so *E. horridus* Lehm. im Karroogebiet, die am ausgeprägtesten xerophile Art, mit starren Blättern und großgezähnten Fiedern; das gleiche gilt auch von der nördlichsten Art, *E. septentrionalis* Schweinf., die im Ubangi-Scharigebiet und Niam-Niamgebiet vorkommt.

8. **Macrozamia** Miq. Monogr. Cycad. (1842) 35, T. 4 und 5; Bailey, The Queensland Flora V (1902) 1503—1507; Ch. Moore, Handbook of the Flora of New South Wales (1893) 378—380; Chamberlain, in Bot. Gaz. LV (1913) 141—154 (*Lepidozamia* Regel, in Gartenflora VI [1857] 11. — *Catakidozamia* T. Hill, in Gard. Chronicle [1865] 1107). — ♂ Zapfen einzeln bis zahlreich, eiförmig bis zylindrisch; Stam. dachig, sporangientragender Teil schmal bis breit dreieckig, unterseits auf der ganzen Fläche mit Sporangien bedeckt, Endteil verbreitert, abgeflacht oder von außen betrachtet breit rhombisch, in der Mitte mit einer Spitze versehen oder in eine aufgegebogene Stachelspitze vorgezogen. ♀ Zapfen einzeln bis mehrere, eiförmig, Carp. mit kurzem Stiel, von dem rechts und links je eine Samenanlage sitzt, und breitem, stark verdicktem Endteil; dieser bleibt ± flach und geht sich allmählich verschmälernd in eine lange aufgegebogene scharfe Spitze aus (dabei die Endteile von außen gesehen nicht als rhombische Felder zusammenschließend), oder er ist so stark verdickt, daß die Carp. von außen gesehen als quergezogene rhombische Felder zusammenschließen, wobei der untere Teil des Endteiles als obere Hälfte des rhombischen Feldes erscheint und das in die Spitze ausgehende Ende als untere Hälfte; der in die meist kurze Spitze ausgehende Rand erscheint dann als erhabene Mittellinie des Rhombus, und die Spitze ist ungefähr in der Mitte des Feldes aufgesetzt. — Stamm knollig und ± unterirdisch oder aufrecht, zylindrisch, bei *M. Hopei* die größte bei den Cycadeen beobachtete Höhe von 18 m erreichend; Stamm von den Schuppenblättern und den persistierenden Blattbasen bedeckt; Blätter einzeln gebildet oder in reichblättriger Krone gleichzeitig erscheinend, einfach gefiedert, Fiedern schmal, meist ganzrandig, mit parallelen Nerven; Fiedern manchmal dichotomisch geteilt. — Name von *μακρός* (lang) und *Zamia*. — Typische Art *M. spiralis* (Salisb.) Miq.

12—15 Arten in Australien. Benth. in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. III (1880) 445 teilt die Gattung in 2 Sektionen:

1. **Eumacrozamia**: Blätter nacheinander entwickelt; Schuppenblätter zuletzt faserig-zerteilt; Stamm meist eiförmig.

2. **Lepidozamia** (*Lepidozamia* Regel, *Catakidozamia* T. Hill): Blätter gleichzeitig entwickelt; Schuppenblätter niemals faserig-zerteilt; Stamm zylindrisch.

Regel unterscheidet seine Gattung *Lepidozamia*, deren Typus *L. Peroffskyana* (*M. Denisonii*)

ist, auch noch dadurch von *Macrozamia*, daß die Carp. flach abstehen und keine rhombische Endfläche haben, und daß die Fiedern breit ansitzen und herablaufen. Sicherlich sind nach dem Bau des Starimes und der Blätter und nach der Form der Carp. recht verschiedene Typen bei *Macrozamia* vorhanden, doch ist es mir nach dem mir vorliegenden Material nicht möglich, die Arten in den beiden Sektionen unterzubringen, zumal auch die angegebenen Sektionsunterschiede nicht gleichmäßig bei den Arten vorhanden sind. Die wichtigsten Arten lassen sich folgendermaßen unterscheiden:

A. Fiedern mit breiter Basis inseriert, herablaufend, entlang der Mitte der Oberseite der Rhachis inseriert, die beiden Reihen nur durch eine schmale Furche getrennt (Fig. 82). *M. Peroffs-*

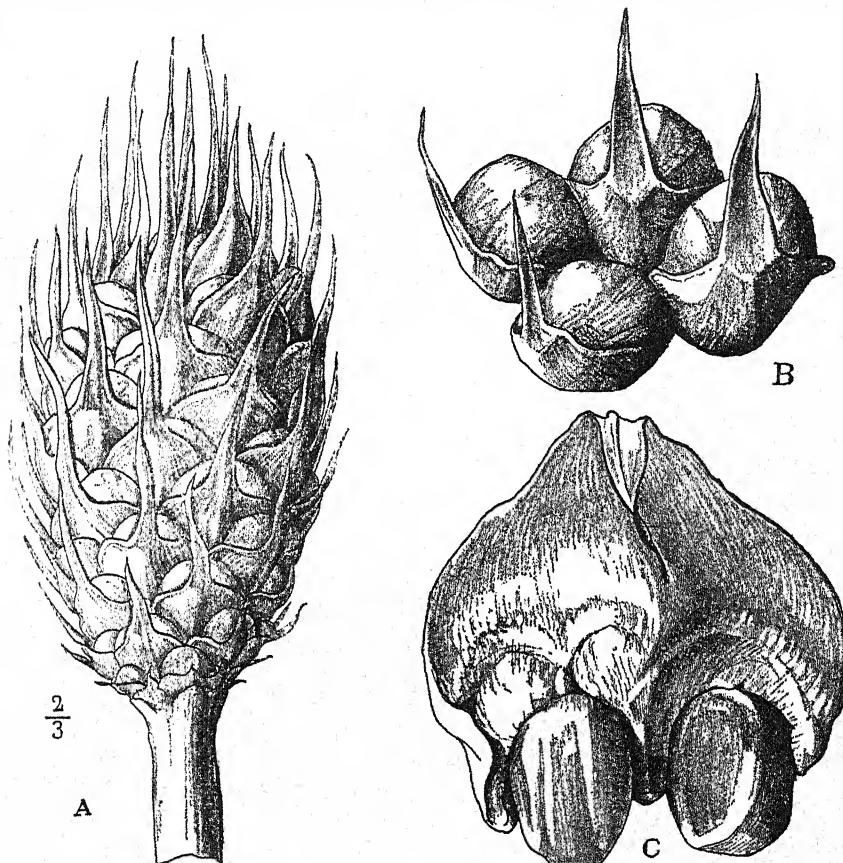


Fig. 81. *Macrozamia*. A ♀ Zapfen von *M. spec.*; B 4 Fruchtblätter ders. Art; C Fruchtblatt von *M. Peroffskyana*. (Nach J. Schuster.)

*kyana* (Reg.) Miq. (*M. Denisoni* Moore et F. Muell.), in Queensland und Neusüdwales; Stamm bis 7 m hoch, Blätter bis 3 m lang, Fiedern bis 100 jederseits, schmal linealisch-lanzettlich, bis 50 cm lang; ♀ Zapfen dick, bis 60 cm lang (Chamberlain gibt für *M. Denisoni* an, daß die ♀ Zapfen fast 1 m lang sind und bis 35 kg wiegen), Carp. in eine lange Spalte verschmäler. — *M. Hopei* Hill, in Queensland; Stamm bis 18 m hoch; ♀ Zapfen bis 50 cm lang, Carp. bis 7 cm breit, Samen bräunlich bis 6 cm lang.

B. Fiedern seitlich am Rande der ± verbreiterten Rhachis inseriert, am Grunde ± zusammengezogen. — Ba. Fiedern bis fast zum Grunde dichotomisch in 4—8 schmale Segmente geteilt oder selten nur einfach gegabelt. *M. heteromera* Moore in Neusüdwales. — Bb. Fiedern ungeteilt oder nur ausnahmsweise einfach gegabelt. — Bba. Fieder sehr schmal und oft fast drehrund. *M. Pauli-Guilielmi* Hill et F. Muell. in Queensland und Neusüdwales; Stamm kaum über den Erdboden hervortretend, als unterirdisches Rhizom entwickelt; ♂ Zapfen nur 10 cm lang, sporangientragender Teil der Stam. kurz und breit dreieckig; ♀ Zapfen 15 cm lang. — Bbb. Fiedern breiter. — BbbI. Stammlos oder mit kurzem, dickem Stamm. *M. Miquelii* F. Muell., in Queensland; mit dickem unter-

irdischem Rhizom und einer Krone von 80—100 2 m langen Blättern; ♂ Zapfen 15—20 cm lang, Stam. sehr kurz, sporangientragenden Teil 1 cm lang, oberer Teil sehr stark verdickt, von außen gesehen rhombisch, die Mittellinie erhebt sich in eine scharfe 8 mm lange Spitze; ♀ Zapfen 20 cm lang, rhombische Felder der Carp. gut ausgeprägt, mit zentraler, scharfer Spitze. — *M. spiralis* Miq., in Queensland und Neusüdwales; stammlos oder mit kurzem Stamm; Blätter oft spiralingedreht. — Verwandt *M. Fraseri*, in Südwestaustralien; Stamm bis 1 m hoch; ♀ Zapfen bis 50 cm lang, eiförmig; Carp. im Endteil 8 cm breit, in eine bis 7 cm lange, aufgebogene Spitze allmählich ausgehend; Stam. flach, sporangientragender Teil keilförmig, 3 cm lang, Endteil 3 cm lang, in eine aufgebogene Spitze allmählich ausgehend. — *M. Macdonelli* F. Muell. in Zentralaustralien. — **Bb<sub>2</sub>II.** Stamm höher, zylindrisch. *M. Moorei* F. Muell., in Nordqueensland (fraglich im nördlichen Neusüdwales); Stamm 2—5, auch bis 7 m hoch; Blätter 2—3 m lang, bis 100 in einer Krone, Fiedern 40 cm lang, starr, stachelspitzig; ♂ Zapfen ungewöhnlich zahlreich, nicht selten 20—40 axillär, bis 40 cm lang, Stam. mit einem zentralen Stachel; ♀ Zapfen gewöhnlich 2—4, selten bis 8, bis 80—90 cm lang, Carp. mit bis 4 cm langer Spitze, Samen rötlich.

9. *Microcycas* A. DC. in DC. Prodr. XVI. II (1868) 538; O. W. Caldwell and F. C. Baker in Bot. Gaz. XLIII (1907) 330—335; O. W. Caldwell l. c. XLIV (1907) 118—141, T. 10—13. — ♂ Zapfen zylindrisch, Stiel kurz, dicht behaart; Stam. dicklich, flach; von der Basis bis über die Mitte keilförmig und unterseits völlig mit Sporangien bedeckt, steriler

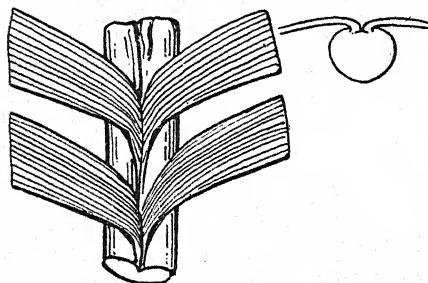


Fig. 82. Insertion der Fiedern von *Macrozamia Peroffskyana*. (Nach J. Schuster.)

Endteil eiförmig, stumpflich, in der Mitte gekielt, grauflig. ♀ Zapfen sehr groß, zylindrisch, wenig nach oben zu verschmäler, Stiel kurz, ebenso wie die Zapfenbasis von dicht filzigen Schuppenblättern bedeckt; Carp. senkrecht von der Achse abstehend, langgestielt, mit 2 großen Samenanlagen längs des Stieles, Endteile von außen gesehen schildförmig aneinanderschließend, rhombisch wenig quergezogen, fast quadratisch, von dem Rhombus aus kurz pyramidisch vorspringend, am Ende abgestutzt mit kleinem viereckigen Feld, von dem Kanten zur rhombischen Grundfläche verlaufen, ganzer Endteil dicht mit grauen Haaren bekleidet; Samen rot. — Stammbildend, oft

verzweigt; Borke älterer Stämme glatt (ähnlich einem Kiefernbaum) oder mit deutlichen ringförmigen parallelen Wülsten, die die Stellung früherer terminaler Knospen anzeigen; Blätter lang, oft zahlreich in der Krone, mit vielen Paaren von am Grunde gegliederten Fiedern, Nerven 15—20, dichotomisch verzweigt. —

Eine Art, *M. calocoma* (Miq.) A. DC. (*Zamia calocoma* Miq.) im Bergland des westlichen Kuba (nach De Candolle auch auf der Isla de Pinos); Stamm niedrig oder bis gegen 10 m hoch, Blätter 6—40 in der Krone, 0,6—1 m lang, Fiedern in 50—80 Paaren, 8—12 cm lang, jung fein behaart, später kahl; ♂ Zapfen 25—30 cm lang, Stam. 2—2,5 cm lang und 1,5—2 cm breit; ♀ Zapfen zur Fruchtzeit 50—90 cm lang und bis 9,5 kg schwer, Carp. 4,5—5,5 cm lang, 3—4 cm breit, Stiel 3—3,5 cm lang; Samen bis 3,5 cm lang.

## Fossile Cycadaceae und Verwandte

von

R. Kräusel.

Zahlreiche Reste namentlich aus mesozoischen Schichten sind in die Nähe der Cycadaceen gestellt worden. Nicht immer kann man sie aber dieser Familie selbst zuweisen. Sie lassen, obwohl im einzelnen noch viele Kenntnisse fehlen, das eine erkennen, daß die lebenden Formen nur Reste eines früher viel formenreicherem Verwandtschaftskreises darstellen. Mindestens 2 weitere Familien, *Bennettitaceae* und *Nilssoniaceae*, lassen sich bereits deutlich abgrenzen (vgl. S. 87), denen aber wahrscheinlich ein noch höherer systematischer Wert zukommt. Andere Fossilien stimmen mehr mit Cycadaceae überein. ♂ Organe, weniger bekannt als ♀, werden schon aus dem Keuper von Basel angegeben, sicherer sind erst Reste aus Jura und Unterer Kreide (*Androstrobus Nathorsti* Seward). Man kennt ♀ Organe vom *Cycas*-Typus, daneben Zapfen (*Cycadospadix* Schimp.) mit wechselnder Samenzahl. So erinnert *Beania* Carruth. aus dem Jura an den Zapfen von

*Zamia*, ist allerdings viel lockerer gebaut. *Microzamia gibba* Velenovsky aus der Kreide von Böhmen ähnelt *Ceratozamia*, doch saßen die Zapfen an verzweigten Achsen.

Schließlich gibt es noch eine Reihe Fossilien von unzweifelhafter Cycadeenverwandtschaft, die aber sicher keiner der 3 genannten Familien angehören. Man kann sie mit diesen zu den *Cycadophyta* vereinigen. Eine natürliche Gliederung ist heute noch nicht durchführbar, vor allem, da in der Regel Stämme, Blätter, Früchte und Samen nicht im Zusammenhang gefunden worden sind. Die verschiedenen Bezeichnungen dieser Teile sind daher auch heute noch nicht zu entbehren. Dies gilt vor allem von den Blättern, für die in ähnlicher Weise wie für fossile Farne ein künstliches, auf Fiederform und Aderung beruhendes System aufgestellt worden ist. Dabei ist die Abgrenzung der einzelnen Formenkreise nicht immer völlig scharf, die Systematik der fossilen Cycadophytenblätter daher noch sehr verworren. Neuerdings sind die vielfach gut erhaltenen Epidermen zahlreicher Blätter anatomisch untersucht worden, und Nathorst glaubte, Bau und Anordnung der Spaltöffnungen usw. zu einer natürlichen Gruppierung verwenden zu können. Näheres darüber siehe bei Gothan, Lehrbuch, 2. A. (1921) 278; Seward, Foss. Pl. 3 (1917) 511 f. Es scheint angebracht, alle diese Reste vorläufig noch hier der Reihe nach aufzuführen und, soweit Zusammenhänge bekannt sind, auf sie hinzuweisen. Für einige Blattformen ist ja die Zugehörigkeit zu den *Bennettitaceae* erwiesen, ob das dann aber auch für alle Arten der betreffenden »Gattungen« gilt, ist ungewiß, auch sie werden daher am besten hier mit erwähnt.

### Fertile Organe.

**Männliche. *Androstrobus*** Schimp., Traité Pal. vég. 2 (1872) 199. — Zylindrische Zapfen, Staubblätter mit zahlreichen, dicht gedrängten Pollenfäden an der Rückseite der unteren Hälfte.

Wenige Arten im Rhät Schwedens, andere ± zweifelhaft.

**Lepidanthium** Schimper, Traité Pal. Vég. 2 (1872) 200 (*Palaeoxyris* Brongn. bei F. Braun). — Lange gestielte Kegel mit kleinen lanzettlich dicht anliegenden spiraling geordneten Schuppen.

Noch zweifelhafte Gebilde aus dem Rhät von Bayreuth, deren Zugehörigkeit zu *Weltrichia* (trotz Schuster, K. Sv. Vet. Ak. Handl. 46 [1911] Nr. 11) nicht erwiesen ist.

**Pramelreuthia** Krasser, Denkschr. Akad. Wiss. Wien, M.-N. Kl. 94 (1917) 593. Ein lockerer Zapfen mit langgestielten löffelartigen, am Grunde gebogenen Staubblättern, Pollensäcke an der Unterseite.

*P. Haberfelsneri* Krass. im Keuper von Lunz. Die Gattung gehört jedenfalls wie die folgende nicht zu den Cycadaceen im engeren Sinne.

**Lunzia** Krasser, Abh. Akad. Wiss. Wien, M.-N. Kl. 94 (1917) 492. — Farnähnliche Staubblätter, gefiedert, Fiedern zungenförmig mit in (4?) Längsreihen stehenden kurzgestielten Pollensäcken. Pollenkörner länglich, mit Längsfalte.

*L. austriaca* Krasser im Keuper von Lunz.

**Discostrobus** Krasser, Denkschr. m. n. Kl. Ak. Wiss. Wien 78 (1905) 43. Im aufgeblühten Zustand lockerer Zapfen mit gestielten, am Spreitengrunde herabgebogenen Schuppen, die auf der Unterseite Pollensäcke tragen.

*D. Treitlii* im Keuper von Lunz, ähnliche von Basel und aus der Mongolei, an *Beania Carr.* erinnernd, und von andern zu den Ginkgophyten gestellt (vergl. S. 109).

Hier können vielleicht die »schotterförmigen« Microsporophylle von *Macrotaeniopteris* Krass. (*Taeniopteris silicosa* Leuth.) aus dem Keuper von Lunz und Basel (Kräusel, Jahrb. Preuß. geol. Land.-Anst. f. 1920, 41, I [1921] 206) mit ähnlichen »Sporangien« wie *Lunzia* angefügt werden.

**Wollige. *Cycadospadix*** Schimp., Trait. Pal. Vég. 2 (1872) 207 (excl. *Autunia* F. Krass.). — Langgestielte, dicht behaarte Blätter mit ovalanzettlicher oder unregelmäßig tief fiederteiliger Spreite und am Stiel sitzenden zweireihigen Narben, an denen die Samen gesessen haben. Danach stand die Pflanze der Gattung *Cycas* sehr nahe.

Findet sich im Rhät (Schweden) und Jura (Italien, Frankreich, Schottland), vielleicht auch schon Keuper. — Eine Kritik der Arten bei Krässer, Denkschr. Wien, m.-n. Kl. 97 (1919) 17 f.

**Haltingeria** Krässer, Denkschr. Ak. Wiss. Wien, M.-N. Kl. 97 (1919) 2. — Tief fiederteilige Blätter mit zahlreichen Samen an den Rändern; in der Knospenlage tüten-

artig gedreht. Dem vorigen Typus sehr ähnlich, Samen aber viel zahlreicher und anders inseriert.

*H. Krasseri* (Schust.) Krass., im Keuper von Lunz, je 1 Art in der Trias von Tonkin und im Lias von Ostindien.

**Cycadocarpidium** Nathorst, in K. Svensk. Vet. Ak. Handl. 46 (1902) No. 4. — Kurzgestielte, langovale Blätter mit parallelen Nerven, am Grunde 2 Samen tragend, zu mehreren zapfenartig um 1 Achse angeordnet.

*C. Erdmanni* Nath. im Rät von Schweden, ähnliche in Tonkin. Es ist wahrscheinlich, daß hierzu ein Teil der als *Podozamites* F. W. Braun (vgl. S. 86) beschriebenen, häufigen Blätter gehört, die manche Autoren zu den Coniferen stellen (Seward, Foss. Pl. 4 [1921], 447).

**Cycadeostrobus** Carruth., Geol. Mag. 4 (1867) 104 (*Zamiostrobus* Endl.). — Sammeltypus für eiförmige, ovale oder längliche Zapfen von cycadeenähnlichem Habitus.

Jura bis Wealden, 1 Art auch noch im Miocän angegeben.

**Beania** Carruth., Geol. Mag. 6 (1869) 1 (*Sphaereda* Lindl. et Hutt.). — Dem vorigen ähnlich, Zapfen aber sehr locker, mit schildförmigen Carp., die 2 oder infolge Verkümmernung 1 großen Samen tragen.

Rät, Jura von England und Schweden. — Ähnlich einige als *Stenorrhachis* beschriebene Formen, die nach Nathorst vielleicht zu *Nilssonia* gehören.

Zweifelhaft ist noch die Stellung der von Gothan (Abh. Nürnberg [1914] 146) als *Bernettia* beschriebenen Reste (Rät—Lias, Nürnberg, Bayreuth); es handelt sich um Hüllblätter, die Abdrücke eines Zapfens erkennen lassen. Dieser selbst ist aber noch nicht bekannt. — Einzelne cycadeenähnliche Schuppen und Samen sind als *Cycadolepis* Sap. (Pl. jur. 2 [1875] 200) bzw. *Cycadeospermum* Sap. (*Cycadinoarpus* Schimp., *Ulospermum* Pomel, *Carpolithus* L. z. T.) bezeichnet worden (vgl. Seward, Foss. Pl. 3 [1917] 494 u. f.). Die bis pfauenkerngroßen, ± ovalen, mit Längsleisten versehenen Samen finden sich meist als Abdrücke oder Abgüsse der Steinkerne, selten mit der runzeligen, früher fleischig gewesenen äußeren Schicht der Schale vom Keuper an bis in die Wealdenformation.

### Stämme und Blätter.

**Stämme.** **Bucklandia** Presl, in Sternberg, Flora d. Vorw. 4 (1825) XXXIII. — In mesozoischen Schichten, vor allem im Jura sind zylindrische, mit einem Panzer aus Blattfüßen umgebene Stämme sehr häufig, die denen der Cycadaceen gleichen und z. T. sicher auch zu diesen gehören, wenngleich sie meist kürzer als bei den lebenden Arten, vor allem von *Cycas*, waren. Nur z. T. sind sie auch anatomisch bekannt, man hat dann auch abgesetztes Dickenwachstum beobachtet (Stopes, Cret. Fl. Br. Mus. Catal. 2 [1915]).

Man hat verschiedene Gattungen unterschieden, ohne daß befriedigende Trennungmerkmale angegeben werden können (Seward, Foss. Pl. 3 [1917] 480).

**Fittonia** Carruth. umfaßt hohe zylindrische Stämme, mit dickem Mark und dünnem, von zahlreichen dicken Markstrahlen durchzogenem Holzylinder, *Clathropodium* Sap. von mächtigem Schuppenpanzer bedeckte Stämme, mit starkem Markzyylinder und einem aus mehreren Ringen bestehenden Holzzyylinder, welcher von zahlreichen Markstrahlen durchzogen ist.

Andere Stämme sind noch als *Platylepis* Sap., *Cylindropodium* Sap., *Bolbopodium* Sap., *Yatesia* Carruth. bezeichnet worden.

**Cycadeomyelon** Sap. (*Clathraria* Stopes et Webb), vgl. Seward, Foss. Pl. 3 (1907) 490, sind Marksteinkerne solcher Stämme.

In Jura und Unterer Kreide.

**Colymbetes** Stopes, Cret. Fl. 2. Cat. Brit. Mus. (1915) 314. — Ein mit Struktur erhaltenen Stamm aus dem Aptien von England, dessen Sekundärholz aus abwechselnden Zonen lang-vertikal und horizontal-tangential laufender Tracheiden besteht.

Wenn es sich hier um eine Cycadophyten handelt, so steht sie völlig isoliert da. Rudolph (Beih. Bot. Centralbl. Ab. II, 39 [1922]) hat eine ähnliche Struktur für Medullosenstämme beschrieben.

**Blätter.** In mesozoischen Schichten finden sich eine ganze Anzahl farnähnlicher Blätter, von denen ein Teil höchstwahrscheinlich zu Cycadophyten gehört. Noch häufiger sind weitere Blattformen, die ± cycadeenähnlich sind. Die Zahl der hier unterschiedenen, sich z. T. überschneidenden »Gattungen« ist sehr groß, wir folgen im wesentlichen der von Gothan gegebenen Darstellung (Lehrbuch 2. A. [1921] 272 u. f.).

**Ctenopteris** Brongn. (Saporta, Plant. jur. 1 [1873] 352) (*Ctenozamites* Nath.). — Blätter mehrfach gefiedert, Fiedern ± gerade und parallelrandig, mit der ganzen Basis ansitzend (pecopteridisch), mit parallelen Adern (odontopteridisch), oft ± dick, lederartig, Zwischenfiedern stets vorhanden; Epidermiszellen mit geraden Wänden.

Vom Rhät-Lias bis in den mittleren Jura, eine der häufigsten Arten *C. cycadea* Brongn., wegen des anatomischen Baues zu den *Nilsoniaceae* gezogen (Seward, Foss. Pl. 3 [1917] 511). Spaltöffnungen eingesenkt, unregelmäßig angeordnet, von den Nachbarzellen überwält, diese ± verdickt.

**Ptilozamites** Nathorst, Beitr. Foss. Fl. Schwed. (1878), der vorigen Gattung sehr ähnlich und auch anatomisch damit übereinstimmend (Antevs, Kgl. Svensk. Vet. Ak. Handl. 51 [1914] Nr. 10), Blätter aber meist nur einfachfiedrig, an der Spitze oft gegabelt, Fiedern ± dreieckig.

*P. Heeri* Nath. im Rhät von Schweden, ebenso wie *Ctenopteris* zu den *Nilsoniaceae* gestellt.

**Ctenis** Lindl. et Hutt., Foss. Fl. Great Brit. 2 (1835) T. 103 (*Ctenidiopsis* Racib.). — Blätter groß, einfach gefiedert, Fiedern meist parallelrandig, selten gestreckt dreieckig, seitlich inseriert, herablaufend, ohne Mittelader, die gäblichen Adern häufig anastomosierend mit kleinen Papillen auf der Unterseite, anatomisch wie die vorigen gebaut.

Mehrere Arten vom Rhät bis Mittleren Jura. Seward (Foss. Pl. 3 [1917] 578) stellt *Ct.* ebenfalls zu den *Nilsoniaceae*.

**Pseudoctenis** Seward, Trans. R. Soc. Edinb. 47 (1911) 691 (*Ctenopsis* Berry). — Blätter wie bei *Ctenis*, Adern aber nicht anastomosierend.

Häufig im Jura, selten noch in der Unteren Kreide (Nordamerika), von Seward u. a. zu den *Nilsoniaceae* gestellt (Foss. Pl. 3 [1917] 584). Da man aber hier wie bei den vorigen Gattungen nur die Blätter kennt, entbehrt diese Vermutung noch der sicheren Begründung (vgl. S. 97).

**Pterophyllum** Brongn., Ann. Sc. Nat. 4 (1825) 200. — Blätter mehr oder weniger breit lineal, nach oben und unten plötzlich verschmälert, regelmäßig fiederteilig; Fiedern unpaarig, der Spindel seitlich mit der ganzen Breite ansitzend, die unteren abstehend, die oberen schief aufgerichtet, lineal, mit zahlreichen, einfachen Parallelnerven, diese am Grunde oft gegabelt. Rachis gestreift, oft querriegelig.

Blätter dieser Form finden sich ausnahmsweise schon im Oberen Produkt. Karbon (Arber, Geol. Mag. [1912] 98), andere spärlich im Rotliegenden, am häufigsten sind sie im Rhät und Lias, nehmen dann schnell ab und sind im Unteren Wealden schon wieder sehr spärlich. Es handelt sich bei *Pterophyllum* nicht um eine natürliche Einheit, worauf namentlich der Bau der Epidermis hinweist. Nur die jüngeren Formen zeigen cycadeenähnliche (geschlangelte) Epidermiszellwände und Spaltöffnungen und dürften Bennettitaceen angehören. Man hat zahlreiche, schwer unterscheidbare Arten aufgestellt, die z. T. wohl nur verschiedene Blätter der gleichen Pflanze darstellen. Seward (Foss. Pl. 3 [1917] 548 u. f.) möchte die Gattung mit *Anomozamites* Schimp. vereinigen, was aber doch zu weit geht. Beide lassen sich in der Regel gut unterscheiden; eine Verwechslung mit *Nilssonia* Brongn. (vgl. S. 97) sollte nicht vorkommen. *Pterophyllum Jaegeri* Brongn. und zahlreiche Abarten im Keuper (Leuthard, Abb. Schweiz. Pal. Ges. 30 [1903]; Frentzen, Verh. Naturw. Ver. Karlsru. 1922).

*Pt. angustum* Braun, im Rhät-Lias, ebenso *Pt. aequale* Brongn., *Pt. Brauni* Schenk, eine Art mit sehr großen Blättern.

**Anomozamites** Schimp., Traité Pal. Vég. 2 (1872) 140. — Der vorigen ähnlich, Blätter aber klein, lineal- oder bandförmig, fast ungeteilt oder unregelmäßig geteilt, mit seitlich ansitzenden, häufig in rechteckige Lappen zerteilten Blattflügeln; Nerven unter rechtem Winkel abgehend, parallel, am Grunde deutlich gegabelt.

Vom Rhät bis Wealden, auch noch für das Tertiär Australiens angegeben (*A. Muelleri* Ettingsh.). Epidermisbau wie bei den jüngeren Pterophyllum. *A. angustifolius* Nath., aus Rhät-Lias von Schonen, ist die Beblätterung von *Wielandiella angustifolia* Nath. (vgl. Bennettitaceae, S. 96). Wahrscheinlich gehören auch die übrigen *A.*-Arten zu den Bennettitaceen.

**Taeniopteris** Brongn., Prodrome (1828) 61 (incl. *Macrotaeniopteris* Krasser). — Blätter bandförmig, oft sehr groß, ungeteilt, Nerven unter rechtem Winkel abgehend, parallel, am Grunde gegabelt, also gewissermaßen ein Grenzfall von *Anomozamites*, auch die Epidermis von gleichem Bau.

Auch hier handelt es sich um einen Sammeltypus, der früher oft zu den Farnen gestellt wurde. Die Arten des Karbon und Rotliegenden dürften zu Pteridospermen gehören, aber auch die mesozoischen Blätter sind anatomisch nicht einheitlich gebaut und werden also mehreren natürlichen Gruppen entsprechen. — Einige Arten sind sicher Bennettitaceen, z. B. gehört *T. vittata* Brongn.

nach Thomas zu *Williamsoniella* Thomas. — *T. simplex* Krässer aus dem Keuper von Lunz besitzt schotenförmige, nach unten zusammengeklappte Mikrosporophylle, die an der Innenseite die länglichen, in Längsreihen stehenden und sich dachziegelartig deckenden Staubbeutel tragen.

**Dioonites** Miquel, ov. de rangsch. d. foss. Cycad. (1851) 7. — Blätter ziemlich groß, Fiedern an der Oberseite der Spindel mit der ganzen Basis ansitzend, sehr schmal, lineal-lanzettlich oder lang-lineal und spitz, gedrängt, mit einfachen, parallelen Nerven.

Im Jura und Wealden, hier z. B. *D. abietinus* Göpp., *D. Dunkerianus* Göpp.

**Ptilophyllum** Morris, Trans. Geol. Soc. 2 s., 5, T. 2 (1840) 289 (incl. *Pseudoptilophyllum* Krass.) (*Palaeozamia* Endl.). — Blätter büschelförmig zusammenstehend, lineal-lanzettlich; Fiedern alternierend auf der Oberseite der Spindel mit ± breiter Basis ansitzend, dicht beieinander, schmal-lineal, mit dem unteren Teil der Basis abwärts verlaufend, am vorderen Teil derselben abgerundet, aber ohne freies Öhrchen, oft schwach sichelförmig gekrümmmt, zugespitzt; Nerven teils einfach, teils zweimal gegabelt. Epidermiszellen mit geschlängelten Wänden, Spaltöffnungen cycadoid.

Mehrere Arten z. T. häufig vorkommend, im mittleren Jura der Gondwana-Gebiete (hier auch mit *Bucklandia*-Stämmen) und anderwärts, auch noch im Wealden von Deutschland. — Häufigste Art *P. pecten* (Lindl. et Hutt.) Morris, sehr variabel, nach dem epidermalen Bau aber nicht einheitlich (Thomas-Bancroft, Trans. Linn. Soc. 8 [1913] 155). *P. boreale* (Heer), Untere Kreide von Grönland.

**Zamites** Brongn., Ann. Sc. Nat. 5 (1828) 94. — Blätter büschelförmig zusammenstehend, klein, der Rachis oben oder seitlich angeheftet, oft mit einer schwach kallösen Basalverdickung, am Grunde ± deutlich abgerundet, oft beinahe herzförmig, Fiedern ± lanzettlich oder länglich dreieckig, Nerven parallel, am Grunde meist gegabelt.

Zu dieser Gattung wurden sehr viele Formen gestellt, für die heute eine weitere Gliederung üblich ist; auch in dem beschränkten Umfang handelt es sich noch um einen weiten Formenkreis, der Blätter vom Typus der *Ceratozamia*, *Encephalartos*, *Macrozamia* usw. umfaßt. Mehrere Arten vom Rhät bis zur Unteren Kreide, z. T. sicher zu Bennettitaceen gehörig, z. B. *Zamites gigas* Lindl. et Hutt., häufig im Jura von Yorkshire usw. — *Z. Feneonis* Brongn. im Oberen Jura, *Z. speciosus* Heer u. a. in der Unteren Kreide von Grönland und viele andere von sehr ähnlichem Habitus.

**Glossozamites** Schimp., Trait. Pal. Vég. 2 (1872) 128. — Blätter ziemlich groß, lang lineal-elliptisch, Fiedern jeder Zeile in einer Rinne auf der Vorderseite der Spindel, elliptisch oder lineal-zungenförmig, am Grunde und an der Spitze abgerundet, mit einfachen oder doppelt gegabelten Nerven.

Wenige Arten in der Unteren Kreide der Nordkarpathen, Grönlands u. a., von manchen Autoren zu *Zamites* Brongn. gezogen (vgl. Seward, Foss. Pl. 3 [1917] 530; Halle, Wiss. Erg. Schwed. Südpol. Exp. B. [1913] 55).

**Otozamites** Fr. Braun, in Münster, Beitr. Petref. Kde. 5 (1842) 36. — Blätter büschelförmig zusammenstehend, klein und mittelgroß, nach oben und unten allmählich verschmäler, ungleich fiederpaarig; Fiedern an der Oberseite der Spindel abwechselnd sitzend, dicht gedrängt, am Grunde sich meistens deckend, lanzettl. bis kreisrund, am Grunde plötzlich zusammengezogen, ungleichseitig herzförmig, die vordere Hälfte in ein Öhrchen hervortretend; Nerven von der Basis aus divergierend, alle mehrfach gabelig geteilt (neuropteridische bis cyclopteridische Fiedern). Epidermisstruktur wie bei den vorigen.

Zahlreiche Arten vom Unteren Rhät bis zur Unteren Kreide. Die meisten gehören wohl zu Bennettitaceen (*Williamsonia*), doch ist der von Schuster behauptete Zusammenhang mit *Weltrichia* (K. Sv. Vet. Ak. Handl. 46 [1911] Nr. 11) nicht erwiesen. — Zahlreiche Arten im Jura von Mitteleuropa, aber auch in Bengalen, Grahamsland, Mexiko. — Im Wealden großblättrige Arten wie *O. Klippsteini* Dunk sp.

**Dictyozamites** Oldham, in Oldham-Morris, Mem. Geol. Surv. India 2 (1868) 37. — Blätter wie bei der vorigen Gattung, aber mit einfacher Maschenaderung (*Linopteris*-Typus).

Häufig in den indischen Gondwanagebieten, hier in Gemeinschaft mit *Bucklandia*-Stämmen, seltener auch im Jura von Südamerika, Japan, England, Bornholm; nach Seward zu den Bennettitaceen gehörend. Über die Anatomie siehe Nathorst, K. Sv. Vet. Ak. Handl. 42 (1907) Nr. 5.

**Podozamites** Fr. Braun, in Münster, Beitr. Petref. Kde. 5 (1843) 36. — Blätter groß, gefiedert, am Grunde zuweilen von Schuppen umgeben, Fiederblättchen entfernt, alternierend, ± aufwärts gerichtet, lanzettlich, am Grunde verschmäler oder kurz gestielt,

zweizeilig, nach Nathorst auch spiraling angeordnet, fein paralleladrig. Gehört teilweise zu *Cycadocarpidium* Nath. (vgl. S. 84).

Der morphologische Wert der hier noch als Blätter aufgefaßten Organe ist zweifelhaft. Die Beobachtungen Nathorsts sprechen eher dafür, daß es sich um beblätterte Sprosse handelt, auch Walkoms Bilder weisen darauf. Die Zugehörigkeit wenigstens einiger Formen zu *Cycadocarpidium* Nath. läßt P. in gewissem Sinne als Mittelform zwischen Cycadaceen und Coniferen erscheinen; Seward (Foss. Pl. 4 [1921] 447) stellt sie direkt zu letzteren, indessen sind die Beziehungen zu Cycadophyten doch wohl enger.

Mehrere Arten vom Rhät bis Wealden, auf der Nord- und Südhalbkugel, am häufigsten im Mittleren Jura. Sehr häufig *Podozamites distans* Presl., *P. lanceolatus* Lindl. et Hutt. sp.

**Sphenozamites** Brongn., Dictionn. d'hist. nat. 13 (1849) 61. — Blätter ziemlich groß, Fiedern abwechselnd seitlich ansitzend, kurz gestielt, breit oder rhombisch-eiförmig, am schmalwulstigen Rande stachelzähnig, seltener glatt, mit strahlig angeordneten, mehrfach gegabelten Nerven.

Die ziemlich seltene Gattung wird schon für das Perm angegeben, findet sich sicher aber im Keuper und Unteren Jura (England, Italien, Mittel- und Südamerika). — Verwandt damit ist möglicherweise *Sewardia* Zeill. (*Withamia* Sew.) aus dem Wealden (vgl. S. 112).

*Sp. Rochei* Ren., Perm von Autun, *Sp. Belli* Seward, Jura, England.

**Plagiozamites** Zeiller, Bull. Soc. geol. France 22 (1894) 174. — Blätter mittelgroß, Fiedern zungen- bis rhombenförmig, am Grunde ± stengelumfassend, Rand gezähnelt bis fein gefranst.

Selten im Permokarbon, von zweifelhafter Stellung. Nach Sterzel vielleicht mit *Noeggerathia* verwandt (vgl. S. 39).

**Cycadites** Sternberg, Fl. d. Vorw. 4 (1825) XXXII. — Blätter oft groß, gefiedert, Fiedern ± entfernt, schmal lineal, mit breiter Basis ansitzend, mit nur 1 dicken Mittelader.

Dieser Sammeltypus umfaßt *Cycas*-ähnliche Blätter, wie sie vom Rhät bis Wealden, häufig auch noch in jüngeren Formationen vorkommen. Im letzten Fall sind es dann wohl echte Cycadeen, so *Cycas Fujiana* Yokoyama aus Alttertiär. Die mesozoischen Formen werden meist mit *Cycadopadix* zusammengebracht, Seward vermutet auf Grund anatomischer Übereinstimmung darunter auch Bennettitaceen.

**Pseudocycas** Nathorst, K. Sv. Vet. Ak. Handl. 42 (1907). — Blätter wie bei *Cycadites*, Fiedern aber mit 2 dicht benachbarten Adern, zwischen diesen in einer Rinne die Spaltöffnungen.

Untere und Obere Kreide. *Psc. insignis* Nathorst, Grönland.

Auch *Cycadites Roemeri* Schenk sowie *C. Saportae* Seward gehören hierher (Holden, New Phytol. 13 [1914] 384; Halle, Geol. Fören. Stockh. Förhandl., 37 [1915] 493), es dürfte dies auch noch für andere »Cycaditen« gelten.

### 3. Klasse Bennettitales.

#### Bennettitaceae

von

**R. Kräusel.**

Mit 13 Figuren.

*Bennettitaceae* Engl. Syllab. Vorles. (1892) 61.

**Wichtigste Literatur:** Carruthers, On fossil Cycadean Stems. Trans. Linn. Soc. Vol. 26, 1868. — Comte de Saporta, Paléont. française, Paris 1875 und 1891. Im Bande von 1891, von p. 298 ff. an, eine »Note sur les Bennettites« vom Grafen Solms. — Graf zu Solms-Laubach, Einl. in die Paläophytologie. Leipzig 1887, p. 96 ff. — Derselbe, Über die Fruktifikation von *Bennettites Gibsonianus*. Bot. Ztg. 1890. — Derselbe, in Cappellini und Solms-Laubach, I tronchi di Bennettitee dei Musei Italiani. Mem. d. Reale Acad. d. Scienze dell' Istituto di Bologna, ser. 5, 2 (1892). — Lignier, Végétaux fossiles de Normandie. Structure et affinités du *Bennettites Morieri* Sap. et Mar. (sp.). Mém. de la Soc. Linn. de Normandie 1894. — Derselbe, Le fruit des Bennettites. Bull. Soc. Bot. France IV, 8 (1908). — Ward, Descriptions of the species of Cycadeoidea. Proc. Biol. Soc. Washington, 11, 1—17. — Derselbe, The Cretaceous Formation of the Black Hills. 19. Rep. U. S. Geol. Surv. (1900). — Derselbe, Description of a new genus usw., Proc. Washington Ac. Sc. 1 (1900) 253. —

Stopes, New Bennettitean Cones. Phil. Trans. R. Soc. B. 208 (1918) 389. — Wieland, American fossil Cycads 1 u. 2. Washington 1906, 1916. — Derselbe, A Study of some American fossil Cycads 1—8. Am. Journ. Sci. 1899—1918. — Derselbe, Historic foss. Cyc., ebenda XXV (1908) 93. — Derselbe, La flora liasica de la Mixteca alta. Inst. Geol. Mexico (1916) — Derselbe, Monocarpy and Pseudomonocarpy in the Cycadeoids. Am. Journ. Bot. VIII (1921). — Derselbe, Classification of the Cycadophyta Am. Journ. Sc. 47 (1919). — Gotha in Potonié, Lehrbuch d. Paläobotanik. 2. Aufl. (1921) 278. — Coulter-Chamberlain, Morphology of Gymnosperms, 3. Aufl. Chicago (1921) 65. — Scott, Studies in fossil Botany, 3. Aufl. 2 (1923) 316. — Seward, Fossil Plants 3 (1917). — Scott, Extinct plants and problems of evolution, London (1924) 58. — Arber-Parkins, Origin of Angiosperms, Journ. Linn. Soc. London. Bot. XXXVIII (1907) 29. — Endō, S., Nilssonia-bed of Hokkaido, Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ. 2nd s. (Geol.) 7 (1925) 57.

**Merkmale.** Die hier noch zu einer Familie zusammengefaßten, heute ausgestorbenen Pflanzen werden von manchen Autoren mehreren Familien zugeschrieben (vgl. S. 82), zeigen aber, soweit die Einzelheiten ihres Baues gut bekannt sind, namentlich im Blütenbau, große Übereinstimmung. Stamm in der Regel kurz und unverzweigt, seltener verzweigt, meist mit einem von den persistierenden Blattbasen gebildeten Panzer bedeckt, mit großem Mark und einem oder mehreren sekundären Holzringen. Blüten zwischen die

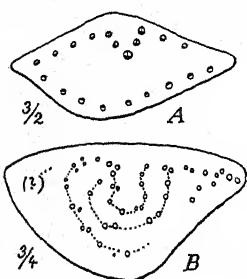


Fig. 83. Querschnitt des Blattstiels: A von *Cycadeoidea dacotensis*, B von *C. ingens*. (Nach Wieland, Am. Foss. Cyc. I. p. 83.)

die Durchtritte der Mikropylarröhren frei läßt. Blätter einfach oder gefiedert, ihre Epidermiszellen mit (immer?) geschlängelten Wänden.

**Vegetationsorgane und Sproßverhältnisse.** Die Stämme der Bennettitaceen sind zylindrisch oder  $\pm$  knollenförmig, bei *Williamsonia* schlanker, bei *Wielandiella* und anderen falsch dichotom verzweigt. Ihre Größe ist sehr verschieden; bei *C. pumila* Fliche et Zeiller beträgt sie nur wenige cm. Das größte bisher bekannt gewordene Stammstück dürfte das von *C. gigantea* Seward (On *C. g.*, Quart. Journ. Geol. Soc. London 1897) sein; es ist über 1 m lang und von fast gleichem Durchmesser. Für *C. Jenneyana* Ward nimmt Wieland eine Länge von 3—4 m an. Auch die knollenförmigen Stämme sind mitunter verzweigt. Die Stämme sind ähnlich denen der Cycadeen mit untereinander gleichartigen Blattfüßen besetzt, deren rhombische Abbruchstelle eine randständige Reihe kleiner Leitbündelquerschnitte aufweist (Fig. 83). Bei den Angehörigen der *Wielandiella*-gruppe ist die Beblätterung lockerer, und die Blätter wurden ganz abgeworfen. Ihnen fehlen auch die sonst häufigen, den Spreuschuppen der Farne ähnlichen Schuppen, die sich bei *Cycadeoidea* in wechselnder Menge überall zwischen den Blattfüßen finden. Namentlich bei den von Ward (Proc. Washingt. Ac. Sc. 1 [1900] 253) als *Cycadella* abgetrennten Formen bilden sie mit den Blattbasen die Hauptmasse des Stammes.

Die Blätter saßen am Ende des Stammes und sind gefiedert. Bei *C. ingens* Ward und anderen fand Wieland noch junge Blätter am Stamm sitzend, sie sind ähnlich wie bei *Dioon* oder *Macrozamia* nicht eingerollt und besitzen 20—30, bei anderen wohl 60—100 Fiederpaare (Fig. 84). Erwachsen müssen sie zum Teil sehr groß gewesen sein, bei *C. ingens* 3 m. Wieland vergleicht sie mit *Zamites Buchianus* Ettingsh., einem in der Unteren Kreide weltweit verbreitetem Fossil. Überhaupt ist es wahrscheinlich, daß ein großer Teil der zu den Cycadaceen gestellten Blätter Bennettitaceen angehört (vgl.

S. 83). In einigen Fällen scheint das bereits sicher gestellt. *Zamites*-formen rechnet man ebenso wie *Ptilophyllum* zu *Williamsonia*, *Anomozamites* zu *Wielandiella*, *Taeniopteris* zu *Williamsoniella*, und ähnliches dürfte für *Pterophyllum*, *Otozamites*, *Dictyozamites* usw. gelten. Bei *Wielandiella* und *Williamsoniella* ist die Beblätterung lockerer, die Blätter sitzen schopfförmig an den Gabelungen bzw. spiraling verteilt an den schlanken Zweigen. Zwischen den Gabelzweigen sitzen die Blüten; es handelt sich also um falsche Dichotomie, während die Stämme von *Cycadeoidea* als monopodiale Achsen mit zahlreichen fertilen Achselsprossen aufzufassen sind.

**Anatomie der Vegetationsorgane.** Der innere Bau des Stammes ist cycadeenähnlich. Das Stammzentrum wird von einem großen, mit zahlreichen Gummigängen versehenen Markkörper eingenommen; die Angabe, daß mitunter kleine, markständige Bündel auftreten, scheint sich nicht zu bewahrheiten. Bei einigen Arten fanden sich nach Solms (vgl. auch Caruel, *Osservazioni sul genere di Cycadacee fossili Raumeria*, Boll. del R. Comitato geologico d'Italia 1870) in das Mark eingreifende Peridermlamellen, die außer einem Teil des Markes noch Holz- und Rinden-teile umschließen können, wie solche Lamellen von Solms (Die Sproßfolge der *Stangeria* und der übrigen Cycadeen, Bot. Ztg. 1890) auch bei den Cycadaceen, nämlich bei *Stangeria*, und nach demselben Autor auch bei *Cycas Rumphii* von Miq uel angegeben wurden. Umgeben wird der Markkörper von einem Holzylinder mit Sekundärzuwachs. Mit Ausnahme von *C. micromyela* Morièr, wo hin und wieder Hof-tüpfel auftreten, zeigen die Tracheiden stets Treppentüpfel. In einigen Fällen, so bei *C. Yatesii* Carruth., wurden mehrere Holz- und Bastringe beobachtet. Im allgemeinen ist der Holzylinder recht dünn, für einige Arten ist aber ein dicker cordaitenähnlicher Holzkörper nachgewiesen. Die Markstrahlen sind  $\pm$  breit mit Ausnahme von *Williamsonia*, wenigstens gibt Bancroft (Trans. Linn. Soc. 2nd. s. Bot. 8 [1918]) für *W. pecten* schmale Markstrahlen an. Auch

treten hier vielreihige, runde Tracheidentüpfel auf. Die ebenfalls Gummigänge aufweisende Rinde ist meist  $\pm$  dünn. Die Blattspuren gehen von dem Holzylinder, je ein Bündel in ein Blatt, direkt und geradlinig ansteigend in die Blattfüße und zerpalten sich erst eine Strecke nach ihrem Austritt aus dem Holzylinder in zahlreiche Zweige, ein Verhalten, wie es Solms (Die Sproßfolge von *Stangeria* l. c.) auch bei den Cycadaceen, die sonst einen so komplizierten Blattspurverlauf besitzen, in den ♀ Blüten von *Ceratozamia mexicana* festgestellt hat. Die Blattleitbündel sind wie bei den Cycadaceen diploxy. Bei *C. micromyela* soll ihnen allerdings das zentripetale Xylem fehlen.

Soweit der innere Bau der Blätter bekannt ist, gleichen sie denen der *Zamiaeae*. Einfacher als bei diesen ist die Anordnung der Gefäßbündel in den Blattfüßen, die ebenfalls von Gummigängen durchzogen werden. Die Blattbündel werden von Baststrängen begleitet, das Mesophyll ist in Palissaden- und Schwammparenchym gegliedert, die Epidermiszellen besitzen (immer?) geschlängelte Wände. Die Wurzeln sind nur unvollständig bekannt, ihre Tracheiden zeigen ebenfalls leiterförmige Tüpfelung; lange Wurzelhaare sind beobachtet worden.

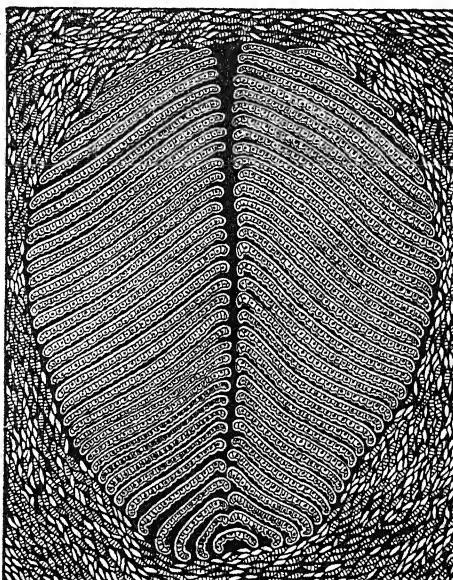


Fig. 84. Querschnitt des jungen Blattes von *Cycadeoidea ingens* (der Pfeil weist nach der Stammachse). (Nach Wieland, Am. Foss. Cycad. I, p. 93.)

**Blütenverhältnisse, Frucht und Samen.** Der Blütenbau, anfangs nur von wenigen Formen bekannt, konnte in zahlreichen Fällen namentlich von Wieland untersucht werden und stimmt in den Hauptzügen für die ganze Gruppe gut überein. Bei *Cycadeoidea* sitzen die Zwitterblüten eingekleilt zwischen den Blattfüßen in Form ungestielter (stammbürtiger) oder kurz gestielter Kolben in wechselnder Zahl. Bei *C. dacotensis* (Mc Bride) Ward zählte Wieland 61, bei *C. Dartoni* Wieland sogar auf 1 Seite 500—600. Auffallend ist, daß sie stets alle ± den gleichen Entwicklungszustand aufweisen. Hieraus wie aus gewissen, als Absterbeerscheinungen gedeuteten Merkmalen der Blüten an reifen Exemplaren schließt Wieland, daß die Cycadeoideen hapaxanthisch gewesen sind. Die kurze und dicke Hauptachse des meist kegelförmigen Kolbens trägt in spiraliger Anordnung zahlreiche dichtgedrängte, mit Spreuschuppen

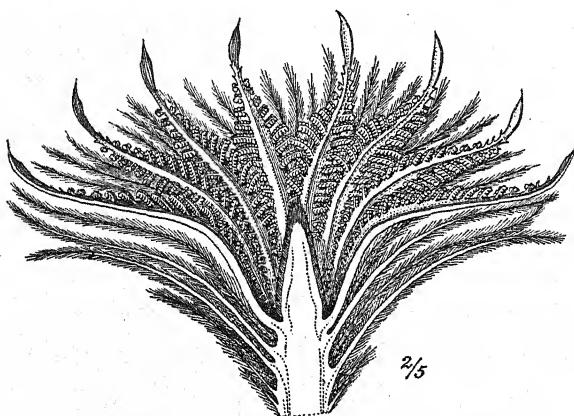


Fig. 85. Wiederhergestellte Blüte von *Cycadeoidea ingens*. (Nach Wieland. Am. Foss. Cyc. I, p. 106.)

bekleidete Hochblätter mit Gummigängen und je 3 oder mehr parallel verlaufenden Leitbündeln. Diese Hochblätter, oft mit haarartigen Fransen versehen, in anderen Fällen blattartig, umschließen die inneren Organe des Kolbens vollständig, zunächst den aus 18—20 quirlig angeordneten Blättern bestehenden Staminalkreis (Fig. 85). Die Staubblätter sind hypogyn inseriert und am Grunde zu einer Art Kragen (dem »disk« Wielands) verwachsen. Jung sind sie nach innen eingerollt, in der 12 cm langen Blüte von *C. dacotensis* (Fig. 86) etwa 10 cm lang, mit mehr als 20 Fiedern, deren oberste und unterste steril sind. Die Fiedern tragen in 2 Reihen zahlreiche (bis 10 hintereinanderstehende) nierenförmige, gekammerte Staubbeutel (Synangien). Wieland sieht diese als Fiedern 2. Ordnung an, die farnblattähnlichen Staubblätter wären danach sogar 2fach-fiedrig. Ähnlich sind sie bei *C. ingens* gebaut. Die seitlich der Mittelachse angehefteten Synangien sind hier breiter als lang, mit 2 Reihen von je 20—30 Kammern, außen von einer Schicht palissadenähnlicher, verdickter Zellen umgeben. Die Synangien öffneten sich durch Auseinanderweichen der beiden Hälften (Fig. 87), jede Kammer durch einen Längsriß (wie bei *Marattia*). Die Größe der länglichen, mit einer



Fig. 86. Schematischer Längsschnitt der Blüte von *Cycadeoidea dacotensis*. a Gynoecium; b junges, eingekrülltes, c reifes, entfaltetes Staubblatt; d Hüllblätter. (Nach Wieland, Am. Foss. Cyc. I, p. 164.)

Längsfalte versehenen Pollenkörner, in denen ein Innengewebe noch nicht beobachtet worden ist, ist geringer als bei den Cordaiten. Sie tragen auf dem Rücken zwei flügelartige Fortsätze, die bis zur Spitze der Blätter gereicht zu haben scheinen (Fig. 88).

Die Mitte der Blüte wird von dem Gynoecium eingenommen. Die große, mitunter nur im mittleren Teil fertile, meist kegelförmige Achse ist mit gestielten oder ungestielten, von je einem zentralen (konzentrischen?) Leitbündel durchlaufenen Organen besetzt, die

an ihrer Spitze je einen orthotropen, ganz oder fast endospermlosen Samen tragen. Die Räume zwischen diesen (ausnahmsweise gegabelten und dann 2 Samen tragenden) Stielen werden vollständig von anderen, in derselben Richtung gestreckten, zwischen den Stielen dem Polster ansitzenden Organen ausgefüllt, deren von einer Epidermis umschlossene, außen mehr oder minder sklerenchymatische, innen parenchymatische Grundmasse einzelne Gummigänge aufweisen kann und von einem oder mehreren Leitbündeln durchzogen wird (Fig. 89). Zuweilen lassen sie reduzierte Spaltöffnungen erkennen. Diese Organe reichen etwas über die Samen hinaus, verbreitern sich hier und verbinden sich seitlich eng miteinander, eine gefelderte, sonst homogene Außenfläche herstellend, welche feine Durchlässe, die Zugänge zu den Samenanlagen, zeigt. Die Samenanlagen resp. Samen erscheinen daher in die Außenschicht des Kolbens eingesenkt. Die Samen bilden die direkte Fortsetzung ihrer Stiele; das Außengewebe des Stiels zieht sich eine kleine Strecke hinauf, einen den unteren Teil der mehrzellschichtigen, wohl aus nur einem Integument hervorgegangenen

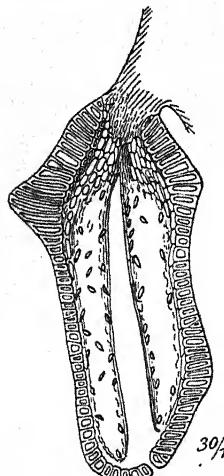


Fig. 87. Längsschnitt durch den Staubbeutel von *Cycadeoidea dacotensis*. (Nach Wieland, Am. Foss. Cyc. I, p. 158.)

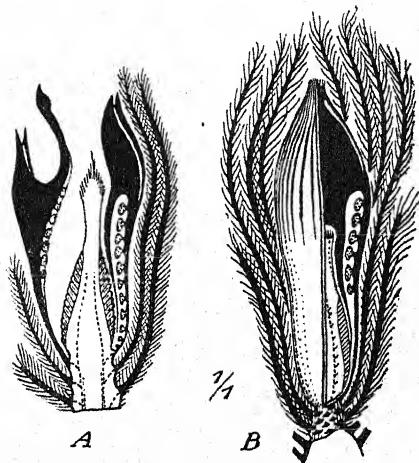


Fig. 88. Wiederhergestellte Blüte von *Cycadeoidea colossalis*. Schematisch. A Entfaltete Blüte mit den »geflügelten« Staubblättern. B Junge, noch geschlossene Blüte, rechts aufgeschnitten, um die Anheftung der Staubbeutel zu zeigen. (Nach Wieland, Am. Journ. Sc. 4. s. 38, p. 127 und 129.)

Testa umfassenden Napf darstellend. Das Leitbündel tritt an der Chalaza in die Testa ein, sich hier etwas verbreiternd. An ihrer Spitze zeigt die Testa einen Fortsatz, der in der unteren Hälfte noch fast so breit ist wie der Same selbst, sich dann aber ziemlich plötzlich zu einem dünnen Hohlzylinder verschmäler, dessen Gipfel wiederum eine schwache Verbreiterung erfährt, so daß eine trichterförmige Eingangsöffnung geschaffen wird (Mikropyle und Pollenkammer). Der E. besitzt 2 Cotyledonen mit je mehreren parallel verlaufenden Leitbündeln (Fig. 90).

Von allen Blütenteilen ist das Gynoecium am übereinstimmendsten gebaut. Die Frage, ob alle *Cycadeoidea*-Arten zwittrig waren, ist noch nicht sicher entschieden. Es gibt Blüten, die keine Staubblätter enthalten, bei denen sich aber die Ansatzstellen der Antherenleitbündel noch nachweisen lassen. Auch bei *C. etrusca* Capellini et Solms fand Solms noch Pollenkörner am Gipfel der Blüte, dagegen haben sich bei *C. Gibsoniana* (Carruth.) Seward, einer der am längsten bekannten englischen Arten mit dicht von Spreuschuppen eingehüllten Blüten ebenso wenig wie bei der ihr sehr ähnlichen, nur als Einzelblüte bekannten *C. Morierei* Lignier Spuren pollenträgender Organe gefunden. Als monözisch möchte Wieland *C. Jenneyana* auffassen, bei der eine Knospe 13 fast reife Staubblätter enthält, während das Gynoecium noch so unentwickelt ist, daß er Abort vermutet. Morphologisch ist der Kolben verschieden gedeutet worden. Leitet man die sämtlichen Anhangsorgane phylogenetisch von Blättern her, so muß er als Blüte bezeichnet werden, als

Blütenstand hingegen, wenn die in Rede stehenden Organe als Stengelorgane aufgefaßt werden; diese wären dann teils fertil, teils steril; die ersten würden in diesem Fall je eine, nur aus einem Ovulum bestehende »Blüte« tragen. Drittens könnten aber auch morphologisch die Samenstiele einblütige Stengelorgane, die zwischen diesen stehenden Organe hingegen Hochblätter sein. Indessen werden die beiden letzten Deutungen kaum noch ernstlich vertreten.

Es scheint, daß in vielen Fällen das Androeum eher reif war als der ♀ Teil und vor dessen Reife abgeworfen wurde; diese Arten wären dann proterandrisch gewesen. Für *C. Painei* Ward vermutet Wieland auch das Gegenteil, also Proterogynie.

Über die Art der Bestäubung ist nichts bekannt, auch weiß man nicht, ob die Pollenkörper Spermatozoiden oder Spermakerne bildeten. Reife Gynoceanen sind mehrfach gefunden worden. Die reifen, großen Embryonen nehmen dann den ganzen Raum ein, unter Verdrängung eines etwa vorhanden gewesenen Endosperms. Ihre Zahl ist oft sehr groß, bei *C. albiana* (Stopes, Phil. Trans. R. Soc. London B. 208 [1918] 389), einer der größten Formen (Durchmesser etwa 70 mm) aus dem Albien, auf etwa 1000 zu schätzen, ihre Größe gering, bei *C. Gibsoniana* z. B. 3 mm, oft sind sie noch kleiner. Die Mikropyle ist im reifen Zustand geschlossen und wird durch das Nucellusgewebe erfüllt, Hypokotyl und Radicula sind meist ziemlich groß, den größten Raum nehmen die beiden Keimblätter ein. Bei *C. albiana* werden die Samen von röhrenförmigen Schläuchen umhüllt, die Miss Stopes als wasserspeichernde Organe deutet. Die Testa zerfällt in drei Teile, deren innerer und äußerer fleischig gewesen zu sein scheinen; der Same ist dann oft von einer Art Arillus umgeben.

Die Interseminalschuppen verschmelzen bis zur Reife zu einem völlig soliden, nur die Ausritte der Mikropylarröhren frei lassenden Panzer, dessen charakteristische Felderung noch die Gestalt der Schuppen erkennen läßt. Dieses dichte Pericarp ist dann mindestens im äußeren Teil stark sklerotisch, die Epidermis geht in die Furchen hinein.

Im Prinzip sind auch bei *Williamsonia* die Blüten gleich gebaut, sie scheinen aber stets eingeschlechtlich gewesen zu sein. *W. pyramidalis* Nathorst hält Nathorst (K. Svensk. Vet. Ak. Handl. 46 [1911] 24) für ♀, sicher ist das aber ebensowenig wie für die schon lange als *W. gigas* (Williams.) Carr. bekannte Blüte. Was hier von der einen Seite als »Gynophor« und Androeum gedeutet wird, gehört nach anderen gar nicht dem gleichen Individuum an (vgl. Seward, Foss. Pl. 3 [1917] 423, Barber, Ann. of Bot. XXXIII [1919] 173). Am ehesten sprechen einige Angaben Wielands (Fossil Cycads II, 204, Fig. 80 D) dafür, daß in seltenen Fällen doch auch Zwittrblüten vorkamen. Die ♂ Blüten sind teller- oder stern- bis glockenförmig, die zahlreichen Lappen im unteren Teil ± verwachsen (Fig. 92). Sie tragen an der Innenseite die Staubbeutel, können also als Staubblätter aufgefaßt werden, die Blüte wäre dann nackt. Deutet man sie als Blütenhülle, so müßte eine ± völlige Verwachsung von Perianth und Staminalkreis angenommen werden. Die Lappen sind im freien Teil entweder gefiedert und tragen von der Mittelrippe entspringende Synangien; oder sie sind einfach, die gestielten oder ungestielten Pollensäcke sitzen dann der Spreite unmittelbar auf. Wie bei *Cycadeoidea* ist die Neigung zur Reduktion der Pollensäcke unverkennbar (Fig. 91): bei *W. pecten* sind sie im unteren Teil zwar vorhanden, aber steril, bei *W. spectabilis* und *whitbiensis* Nath. sind sie rudimentär geworden. Die ♀ Blüten sitzen an langen, spiraling angeordneten Schuppen tragenden Stielen und sind teils

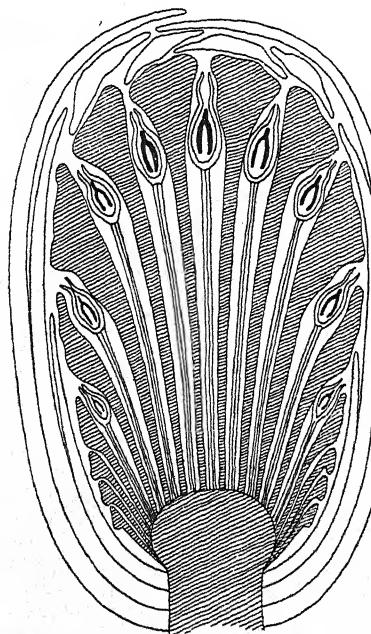


Fig. 89. Wiederhergestellte Blüte von *Cycadeoidea Gibsoniana*. (Nach den Angaben von Solms-Laubach, Palaeophyt. p. 98, ergänzt von Scott, Studies 3. A. 2. p. 330.)

nackt, teils werden sie außen von  $\pm$  langen Involukralschuppen umgeben. Die im oberen Teil zuweilen sterile Achse trägt zahlreiche, in den Intersempinalpanzer eingesenkte Samenanlagen wie bei *Cycadeoidea*. Verkieselt, also mit völlig erhaltenen Innenstruktur ist nur *W. scotica* Seward bekannt, ein 11 cm langer Zapfen von 6 cm Durchmesser. Anstelle der Spreuschuppen finden sich hier die Hochblätter einhüllende, einfache und verzweigte Haare, die Zahl der Samenanlagen ist gering, ein Nucellus vorhanden.

*Williamsoniella* und *Wielandiella* schließen sich im Blütenbau an *Williamsonia* an, besitzen aber Zwitterblüten. Ganz abweichend scheinen die Blüten von *Westersheimia* gebaut zu sein, doch sind hier wohl noch weitere Untersuchungen abzuwarten.

**Verbreitung.** Die *Bennettitaceae* sind eine im Mesozoikum weitverbreitete Pflanzengruppe. In der Oberen Trias noch verhältnismäßig selten (Keuper von Lunz), werden sie im Jura häufig. Die Hauptblütezeit von *Cycadeoidea* fällt aber erst in die Untere Kreide (namentlich Wealden). Exemplare wurden gefunden in Indien, Afghanistan, England, Schottland, Schweden, Belgien, Frankreich, Italien, Sardinien, Ungarn, Österreich, Galizien, Deutschland, Mexiko und in Nordamerika (Maryland, Nordkarolina, Kolorado, Südkansas, Süddakota, Prinz Edward Insel). Namentlich die Fundorte Mexikos mit zahlreichen *Williamsonia*-Formen und einige Orte Nordamerikas sind durch die Arbeiten Wielands berühmt geworden. Das jetzt zum Naturschutzpark erklärt Fundgebiet in den Black Hills von Dakota lieferte mehr als 1000 Stämme von 29 *Cycadeoidea*-Arten; insgesamt werden für Nordamerika etwa 60 Arten angegeben. *Williamsonia* ist dagegen im Wealden nur noch spärlich vorhanden. Über das Vorkommen einiger zweifelhafter Reste im Rhät-Lias Frankens usw. siehe weiter hinten (S. 96).

**Verwandtschaftliche Beziehungen.** Die hier noch zu der einen Familie der *Bennettitaceae* zusammengefaßten Pflanzen stehen hinsichtlich des Blütenbaues zwar auf gleicher Organisationshöhe, es darf aber nicht verkannt werden, daß im einzelnen doch recht große Unterschiede vorhanden sind. So wird bei wachsender Erkenntnis mancher noch ungenügend bekannter Formen eine Aufteilung stattfinden müssen, wie sie Scott, Wieland u. a. schon vorgenommen haben. Die Gesamtheit nennt man dann am besten *Bennettitales*. Untersucht man die Stellung dieser Gruppe im System, so ergeben sich in der vegetativen Anatomie von *Cycadeoidea*, vielleicht auch *Williamsonia* enge Beziehungen zu den Cycadaceen, ebenso in Form und Bau der Blätter. Nur der Verlauf der Blattspuren ist einfacher, das Auftreten von Spreuschuppen erinnert an Farne. Aber man kann nicht, wie es noch Zeiller vorschlug, unsere Fossilien zu den Cycadaceen stellen, von denen sie die völlig abweichenden Blütenverhältnisse trennen. Der Bau der Staubblätter erinnert an Farne bzw. Pteridospermen; schließlich lassen sich auch gewisse Ähnlichkeiten mit *Ginkgo* bzw. *Taxus* nachweisen (Schenk, Die foss. Pflanzenreste, Berlin [1888] 154). Die im Alter zu einem Perikarp verschmelzenden Intersempinalschuppen stellen aber ein Merkmal dar, daß die Bennettitaceen von allen anderen Gymnospermen unterscheidet, so daß sie jedenfalls eine völlig selbständige Gruppe darstellen. Dieses Perikarp, die Zwitterblüten, die oft vorhandene Blütenhülle aus Hochblättern, die Anpassungen an Fremdbestäubung (Proterandrie und Proterogynie) wiederum gemahnen an die Angio-

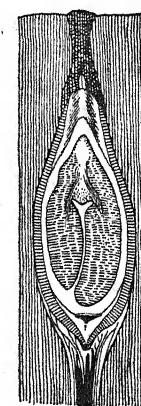


Fig. 90. Längsschnitt durch den Samen von *Cycadeoidea Gibsoniana*. (Nach Solms-Laubach, *Palaeophyt.* p. 98.)

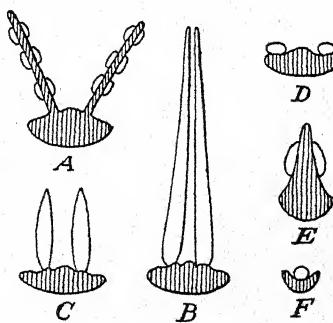


Fig. 91. Schematische Querschnitte der Staubblätter verschiedener Bennettiteen mit fortschreitender Reduktion der Zahl der Staubbeutel. A *Williamsonia spectabilis*. B *Cycadocephalus Sewardi*. C *Weltrichia mirabilis*. D *Williamsonia whitbyensis*. E *Williamsoniella coronata*. F *Wielandiella angustifolia*. (Nach Nathorst und Thomas, *Phil. Trans. Lond. B.* 207. p. 138.)

spermen. *Saporta* bezeichnete die Bennettitaceen daher geradezu als »Types proangiospermiques« (Paléont. franc. 4 [1891]). Zeitlich fällt die Blütezeit der *B.* mit dem Auftreten der — soweit wir heute wissen — ältesten Angiospermen ungefähr zusammen bzw. geht ihm voraus. So hat die Möglichkeit, die *B.* als Vorläufer der Angiospermen anzusehen, mehrfach Anklang gefunden. *Wieland* u. a. glaubten sogar, dabei gar keine Zwischenform mehr nötig zu haben. (Vgl. hierzu *Wieland*, American foss. Cycads 1 u. 2 [1906, 1916], *Arber-Parkins*, On the Origin of Angiosperms Journ. Linn. Soc. London B. 38 [1907] 29 u. f., zusammenfassend bei *Scott*, Studies, 3. A. II [1923] 428 u. f.) Auch die Königsberger Schule sieht in *Wielandiella* die Ahnen der höheren Blütenpflanzen (Ziegenspeck, Bot. Arch. 9 [1925] 37). Die Stellung zu diesem Problem hängt ganz davon ab, welche Angiospermen als die primitivsten angesehen werden. Sind es die *Ranales*, so wird man einer solchen Annahme nicht abgeneigt sein, denn gerade auf diese stößt man, wenn man nach »ähnlichen« Angiospermen sucht. Ohne Konstruktion einer hypothetischen »Urangiospermenblüte« (*Arber-Parkins*) ist die Ableitung allerdings kaum möglich, und im einzelnen ergeben sich bei der Parallelisierung noch große Schwierigkeiten, z. B. wegen der quirlichen Stellung der Staubblätter, auf die u. a. *Karsten* (Zeitschr. f. Bot. 7 [1918] 369) hingewiesen hat. *Cycadeoidea* selbst ist ein so spezialisierter Typus, daß er als Ahnenform irgendwelcher Blütenpflanzen wohl nicht in Frage kommt. *Ziegenspeck* denkt daher eher an *Wielandiella* und verwandte Formen, die zudem auch geologisch älter sind. Nach neueren Angaben sollen die Angiospermen ja bis in den Jura zurückgehen. Wenn *Ziegenspeck* (Serologischer Stammbaum und Phytopaläontologie, Bot. Arch. 9 [1925] 42) die von ihm als Familien aufgefaßten Cycadeoideaceen und Wielandiaceen (+ *Williamsonia*) völlig auseinanderreißt und in seinem »Stammbaum« an ganz verschiedenen Stellen unterbringt, so findet dieses

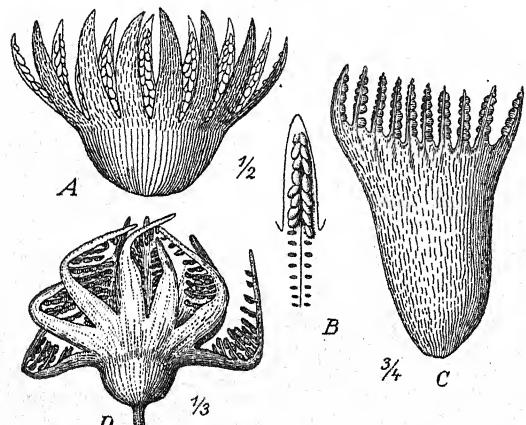


Fig. 92. Blüten von Williamsonia. A, B *W. whitbyensis*. C *W. mexicana*. D *W. spectabilis*. (Nach *Wieland*, Am. Foss. Cyc. II, 203.)

Verfahren im Bau der Pflanzen keine Stütze. Die direkten Ahnen der Angiospermen liegen jedenfalls in den uns bekannten Bennettitaceen kaum vor; die Wahrscheinlichkeit, daß die höheren Blütenpflanzen oder doch ein Teil davon von noch unbekannten, den *Bennettitales* nahe stehenden Pflanzen abstammt, ist indessen sehr groß. In dieser Beziehung kann man, sagt *Gothoni*, die Bedeutung der *Bennettitales* für die Pflanzensystematik ebenso hoch einschätzen wie die des *Archaeopteryx* für die Tierwelt.

#### Einteilung der Familie.

- A. Stämme von einem durch die Blattfüße gebildeten Panzer bedeckt, meist unverzweigt
  - a. Blüten zwischen die Blattfüße eingesenkt . . . . . I. Cycadeoideoideae.
    - Blüten (meist?) ♀ . . . . . 1. Cycadeoidea.
  - b. Blüten nicht zwischen den Blattfüßen, meist an ± langen Stielen.
    - Blüten (meist?) eingeschlechtlich . . . . . 2. Williamsonioideae.
- B. Stämme glatt, gäbig verzweigt, Blüten ♀
  - a. Blätter schoßartig in den Gabelungen sitzend, Staubblätter zu einem Ring verwachsen . . . . . III. Wielandilloideae.
    - b. Blätter spiraling am Stamm verteilt, Staubblätter frei . . . . . 4. Williamsoniella.
- C. Gattungen, deren Stellung noch ± unklar ist.
  - a. ♀ Blüten.
    - I. Carpelle gefiedert, Verzweigung gäbig . . . . . 5. Westersheimia.

II. Blüten birnförmig . . . . .	6. <i>Piroconites</i> .
III. Blüten von Hüllblättern umgeben . . . . .	7. <i>Bennettia</i> .
b. ♂ Blüten.	
I. Glockenförmig, Staubblätter bis zum Grunde frei . . . . .	8. <i>Cycadocephalus</i> .
II. Desgleichen, mehr an <i>Williamsonia</i> erinnernd . . . . .	9. <i>Weltrichia</i> .

### I. Unterfamilie: *Cycadeoideoideae*.

Blüten zwischen die Blattfüße eingesenkt.

1. ***Cycadeoidea*** Buckland, Proc. Geol. Soc. London (1827) 80. — (*Bennettites* Carruth., Trans. Linn. Soc. 26 [1870] 678; — *Cycadella* Ward, Proc. Washingt. Ac. Sc. 1 [1900]; — *Raumeria* Göppert, Denkschr. schles. Ges. [1858] 262; — *Mantellia* Brongniart, Ann. Sc. Nat. 5 [1828] 96; — *Echinostipes* Pomel, Ber. Vers. dtsch. Naturf. Aachen [1849] 16; — *Bulbopodium* Saporta, Pal. Franc. Veget. 2. *Cycadacees* [1875] 256; — *Cylindropodium* Saporta, ebenda, 265; — *Platylepis* Saporta, ebenda, 276; — *Fittonia* Carruther, Trans. Linn. Soc. 26 [1870] 690; — *Clathraria* Mantell, Isle of Wight [1847] 295, Anm. 1; — *Schizopodium* Morièr). — Stämme von den Blattfüßen bedeckt, knollig oder säulenförmig, selten verzweigt, Blüten (meist?) ♀, zwischen den Blattfüßen.

Eine Trennung von *Bennettites* und *Cycadeoidea* ist kaum durchzuführen, auch der Versuch von Stope (Catal. Cretac. Plants Brit. Mus. 2 [1915] 295) — mehrere Holzringe im Stamm von *B.*, nur einer bei *C.* — wird von Seward zurückgewiesen. Ebenso zieht Wieland die auf die besonders starke Ausbildung der Spreuschuppen gegründete Gattung *Cycadella* Ward ein: daß *Raumeria* Goep. zu *Cycadeoidea* gehört, läßt sich, obwohl der Stamm noch nicht eingehend untersucht worden ist, bereits jetzt mit ziemlicher Sicherheit sagen.

Alle Arten — etwa 60 allein in Nordamerika — stimmen in Vegetation und Blütenbau eng überein; zwischen die Blattfüße eingesenkte Zwitterblüten sind die Regel, und wenige Formen sind vielleicht monözisch, einige (ob alle?) hapaxanthisch.

Zahlreiche Arten namentlich im Wealden. — *C. Gibsoniana* (Carr.) Seward, Grünsand von Wight, ♀ Blüten von ± breiten Hochblättern eingehüllt, ihr ähnlich *C. Moriæ* Lignier, Gault der Normandie. — *C. dacotensis* (McBride) Ward, aus Dakota, Untere Kreide, mit ♀-Blüten, Hüllblätter mit haarartigen Trichomen besetzt, Staubblätter gefiedert, proterandrisch. — *C. Marshiana* Ward, Dakota, mit knollig verzweigtem Stamm. — *C. colossalis* Ward, Staubblätter einfach, mit kragenartigem Fortsatz. — *C. gigantea* Seward, Portland, Stamm von 1 m Durchmesser, aber ohne Blüten. — *C. micromyia* Morièr, Lias der Normandie, mit einer Hülle alles bedeckender Haare. — *C. Jenneyana* Ward, sehr groß, mit breiter Holzzone und jahresringähnlichen Bildungen, Blüten vielleicht monözisch? — *C. Yatesii* Carruthers, mit mehreren Holz- und Bastringen. — *C. albiana* Stope, größte Frucht mit etwa 1000 Samen, eine der jüngsten Formen. — *C. Dartoni* Wieland, mit mindestens 500—600 Blüten. — *C. Reichenbachiana* (Göppert) Capellini et Solms-Laub., Kreide von Galizien, mit ♀-Blüten, besterhaltene Art Europas. — *C. nipponica* Endō, Kreide von Japan, angeblich Senon.

### II. Unterfamilie: *Williamsonioideae*.

Blüten nicht zwischen die Blattfüße eingesenkt, meist gestielt und von Hochblättern umgeben, (meist?) eingeschlechtlich.

#### 2. ***Williamsonia*** Carruthers, Trans. Linn. Soc. XXVI (1870) 675. —

**Wichtigste spezielle Literatur:** *Lindley-Hutton*, Fossil Flora of Great Britain (1830). — Seward, Wealden Flora 2. Brit. Mus. Cat. (1895) 146. — Thomas, Jurassic Plants from Yorkshire, Proc. Cambr. Pil. Soc. XVIII (1915) 105. — Nathorst, Mesozoische Cycadophyten, K. Sv. Vet. Ak. Handl. XXXVI (1902). — Derselbe, Üb. *Williamsonia*, ebenda XXXXV (1909). — Derselbe, Neue Beiträge, ebenda XXXXVI (1911). — Wieland, Mixteca alta, Inst. Geol. Mexiko (1916). —

Soweit bekannt, aufrechte, unverzweigte Bäume, Stämme schlank oder vom *Bucklandia*-Typus und Beblätterung nach Art der Cycadaceen, in der Blattkrone ungestielt oder an beblätterten Stielen die anscheinend stets oder fast stets eingeschlechtlichen Blüten, ♀ Blüten von ähnlichem Bau wie bei *Cycadeoidea*, nackt oder von Hochblättern eingehüllt, mit Intersepalpanzer, ♂ Blüten scheiben- oder glockenförmig, nackt, bzw. die Staubblätter mit der Hülle verwachsen, Staubblätter gefiedert oder einfach, mit zahlreichen Pollensäcken.

Keuper bis Wealden, im Jura von weltweiter Verbreitung.

*W. Wettsteini* Krasser, Keuper von Lunz, eine der ältesten Formen, ♀ nackte Blüten mit auffallend großen Samen. — *W. pyramidalis* Nathorst, Jura, Yorkshire, vielleicht ♀, ebenso

*W. gigas* (Williams) Carruth. (vgl. die kritische Zusammenstellung bei Seward, Foss. Plants 3 [1917] 423 und Arber, in Ann. of Bot. XXXIII [1919] 173), mit *Zamites*-Beblätterung. — *W. whitbyensis* Nathorst, Jura Whitby, ♂, mit Reduktion der Staubbeutel —, ähnlich *W. Alfredi* Krasser, Lias des Banats (Ungarn), — zahlreiche sowohl ♂ als ♀ Arten im Lias von Mexiko, so *W. mexicana* Wieland, ♂, mit großer glockenförmiger Hülle, andere Arten sehr klein, Hülle oft nur mit 7—12 Lappen. — *W. indica* Seward, ♂, mit *Ptilophyllum acutifolium* als Laub. — *W. spectabilis* Nathorst, Jura, Whitby, ♂, mit gefiederten Antheren, Blätter der vorigen ähnlich. — *W. scotica* Seward, Oberer Jura, Cromarty, die einzige anatomisch gut bekannte ♀ Blüte, von Haaren eingehüllt, Gynöeum von Hochblättern umgeben.

### III. Unterfamilie: *Wielandielloideae* (*Microflorae* Wieland).

Blütenbau verschieden, aber meist ♀-Blüten, Stämme scheinbar dichotom verzweigt, in den Gabeln je 1 endständige Blüte sitzend.

3. *WielandIELLA* Nathorst (*Wielandia* Nathorst, K. Sv. Ak. Handl. 45 [1909] Nr. 4, 21). — Blätter (*Anomozamites*?) in den Gabelstellen, die Blüte schopfartig umgebend, diese ♀, proterogyn, mit birnförmiger, von Hüllblättern umgebener Achse, Antheren quirlständig, am Grunde der Achse zu einem kurzen »Palissadenring« verwachsen, oberer Teil der Achse in das kugelige Gynöeum hineinragend, dieses *Cycadeoidea*-ähnlich mit Interseminalpanzer. Die sehr feste Mikropylarröhre den Panzer überragend, Cuticula sie auch von innen bedeckend (Fig. 93).

2 Arten im Rhät von Schonens.

4. *WilliamsonIELLA* Thomas, Phil. Trans. R. Soc. London B. 207 (1915) 113. — Blätter (*Taeniopteris vittata*?) spiraling an den Zweigen verteilt; Blüten gestielt ♀, nackt, mit 12—16 freien Staubblättern, diese einfach mit 2 Reihen (zu je 2—3 gekammerten Pollensäcken) Synangien, Gynöeum *Cycadoidea*-ähnlich, oben von der sterilen Achse überragt, Mikropylarröhre weit aus dem Interseminalpanzer hervorragend (Fig. 94, 95).

*W. coronata* Thomas im Jura von Yorkshire, ähnliche vielleicht im Rhät Schonens.

#### Gattungen, deren Stellung ± zweifelhaft ist.

5. *Westersheimia* Krasser, Denkschr. Ak. Wiss. Wien 94 (1917) 492. — Gabilig verzweigter Stamm mit Verzweigungs-, Blatt- und Brakteenarben, mit *Pterophyllum longifolium* als Beblätterung. Die ♀ Blüten vom Aussehen eines Fiederblattes, dessen Fiedern als gestreckte maulbeerförmige Zapfen von *Williamsonia*-Bau ausgebildet sind.

*W. Prametreuthensis* Krasser, im Keuper von Lunz, schließt sich habituell an die vorigen an, stellt aber nach dem Blütenbau einen isolierten Typus dar.

6. *Piroconites* Gothan, Abh. Naturf. Ges. Nürnb. 19 (1914) 130. — Große umgekehrte birnenförmige Frucht mit deutlichem Panzer, weitere Teile nicht bekannt. Rhät-Lias von Franken.

7. *Bennettia* Gothan, Abh. Nat. Ges. Nürnb. 19 (1914) 146. — Eiförmige, kurzgestielte Blattorgane mit Abdruck eines gefelderten Panzers.

Rhät-Lias von Franken. Es dürfte sich bei diesem eigenartigen Fossil um Hochblätter einer Cycadophytenblüte handeln, deren Stellung im übrigen allerdings noch unsicher ist.

8. *Cycadocephalus* Nathorst, Sv. Ak. Handl. XXXVI (1902) Nr. 4, 7, ebenda XXXVIII (1912) Nr. 2. — ♂ Blüten, gestielt, umgekehrt birnförmig, nackt, mit zahl-

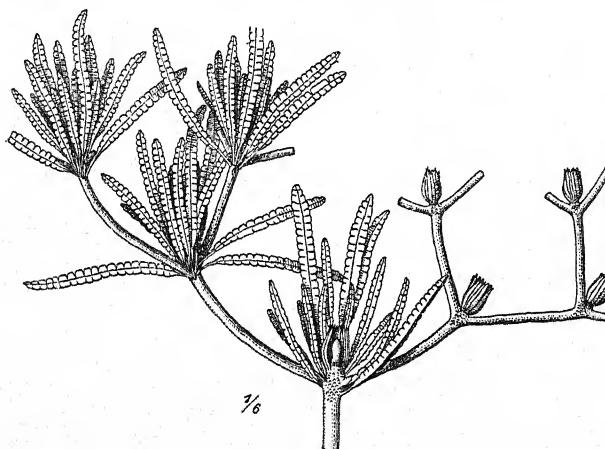


Fig. 93. Schematische Wiederherstellung eines Zweiges von *WielandIELLA angustifolia*. (Nach Nathorst, Svensk. Vet. Ak. Handl. 45, No. 4, p. 23.)

reichen, bis zum Grunde freien Staubblättern, an diesen der Mittelachse angeheftete länglich dieieckige gekammerte Pollensäcke (Synangien).

Scott betrachtet diese Synangien als »Fiedern«. Die Blüte scheint *Williamsonia* sehr nahe zu stehen, stellt aber einen bisher nur in 2 Arten im schwedischen Rhät-Lias gefundenen isolierten Typus dar, den Wieland für zweigeschlechtlich hält.

9. *Weitrichia* Fr. Braun, Progr. 3. Jahresber. Gewerbeschule Bayreuth (1849). — ♂

Blüte, *Cycadocephalus*-ähnlich, von Schuster (K. Sv. Vet. Ak. Handl. XXXXVI, Nr. 11 [1911]) zu Unrecht mit *Lepidanthium* kombiniert.

*W. mirabilis* im Rhät-Lias von Franken.

#### Anhang.

### Nilssoniaceae

von

R. Kräusel.

Wichtigste Literatur: Nat-  
horst, Über die Gattung *Nilssonia*,  
Kg. Sv. Vet. Ak. Handl. XXXXIII,  
Nr. 12 (1909). — Stopes, Ann.  
Bot. XXIV (1910) 389. — Thomas-Bancroft, Cuticles of Cycadeum fronds, Trans. Linn.  
Soc. 8 (1913) 155. — Gothan, Lias-Flora von Nürnberg, Abh. Naturf. Ges. Nürnb. XIX (1914)  
123. — Johansson, Rhät-Flora von Stabbarp, Kg. Sv. Vet. Ak. Handl. LXIII (1922). —  
Gothan in Potonié, Lehrbuch d. Paläobotanik 2. A. (1921) 293. — Seward, Fossil  
Plants 3 (1917) 566. —

*Nilssonia* Brongn., Ann. Sc. Nat. IV (1825) 200. — Die einzige Gattung war ursprünglich auf die Blätter begründet. Diese sind langgestreckt, der Rhachis oberwärts angeheftet, ungeteilt oder ± unregelmäßig geteilt, die Basalränder der Teile fast bis zur Berührung genähert, oft gefaltet und mit Rinnen versehen, mit feinen, meist dicht stehenden einfachen oder selten gabelig verzweigten Adern, ihre Epidermen dünn, abweichend von den sonst ähnlichen Cycadophytenblättern gebaut, aus Zellen mit geraden Wänden bestehend, Spaltöffnungen auf der Unterseite in Reihen, hier die Zellen z. T. mit eigenständlichen, an *Ginkgo* erinnernden Papillen. Stopes (Ann. of Bot. XXIV [1910] 390) gibt für *N. orientalis* an, daß die Blattbündel nicht diploxylen sind; längs des Blattrandes verlaufen Herzkanäle. Die Blätter standen schopfartig zusammen und umgaben wohl die Blütenorgane. Diese selbst sind unbekannt, man kennt nur die Samen, die bei *N. pterophyloides* noch inmitten des Schopfes gefunden worden sind. Die als *Antherangiopsis* längst bekannten Samen sind eiförmig-elliptisch, mit harzartigen Körperchen unter der Exine.

*Nilssonia* findet sich schon im Keuper und Rhät, in zahlreichen Arten sodann im Jura in Schweden, Deutschland, Sardinien usw., wird im Wealden seltener, kommt aber noch in der Oberen Kreide von Grönland, Japan, Böhmen, Sachalin vor. *N. comuta* Heer

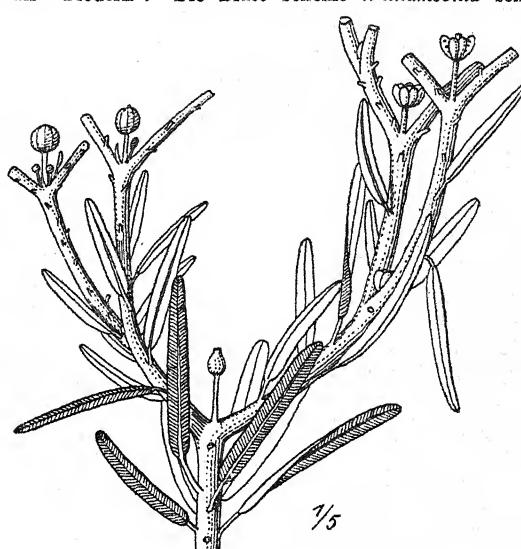


Fig. 94. Schematische Wiederherstellung eines Zweiges von *Williamoniella coronata*. (Nach Thomas, Phil. Trans. London, B. 207, p. 132.)

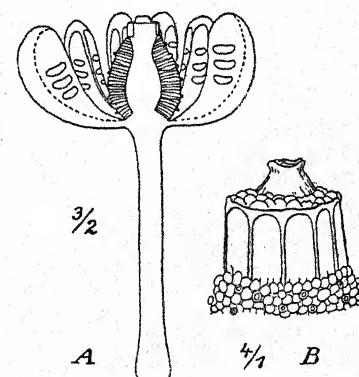


Fig. 95. *Williamoniella coronata*. A Einzelblüte, schematisch. B Oberer Teil des Gynoeciums. (Nach Thomas, Phil. Trans. London, B. 207, p. 117 u. 118.)

wird sogar noch für das Eocän Alaskas angegeben, doch gehören diese Schichten nach Kryshofowitsch wohl auch der Kreide an.

Die systematische Stellung der *N.* ist vorläufig ganz unklar. Die oben erwähnten Papillen rechtfertigen eine Annäherung an die Ginkgoaceen nicht, da sie sich auch bei anderen mesozoischen Pflanzen (Coniferen, Pteridospermen) finden. Weit eher möchte man an Cycadophyten denken, doch steht wohl fest, daß es sich weder um Cycadaceen noch Bennettitaceen handeln kann. Andere Gattungen außer *N.* sind nicht bekannt. Seward (Fossil Plants 3 [1917] 511) möchte auch *Ctenis* und *Ctenopteris* hierherstellen, was aber vorläufig ungenügend begründet erscheint.

## Caytoniaceae

von

R. Kräusel.

Thomas (Phil. Trans. R. Soc. London B. 213 [1925] 299) hat neuerdings Früchte, Samen, ♂ und ♀ Blütenteile aus dem Mittleren Jura von Yorkshire beschrieben, deren Zusammengehörigkeit er für erwiesen hält. Danach würden *Gristhorpia* und *Caytonia* ein gefiedertes ♀ Sporophyll besessen haben, dessen Fiedern an den Enden Carp. trugen. Beide Gattungen besitzen nach Thomas eine kutinisierte Narbe, wären danach also »angiosperme« gewesen. Es scheint aber noch nicht völlig einwandfrei erwiesen, daß die Narbe schon im Zeitpunkt der Bestäubung geschlossen war. Im andern Falle hätten wir einen nachträglichen Verschluß vor uns, wie er sich auch bei anderen Gymnospermen (Bennettiteen, Gnetaceen) findet. In der Tat finden wir unter den oben zu den Bennettiteen gestellten Blütenresten einige (*Pramelreuthia*, *Lunzia*, *Antholithus Zeilleri* Nathorst), die möglicherweise bei näherer Kenntnis zu den Caytoniaceae gestellt werden müssen. Samen- und Fruchtbildung der Caytoniaceae erinnert am meisten an *Gnetum*.

Völlige Klarheit über die Stellung dieser eigenartigen Reste läßt sich heute noch nicht gewinnen, insbesondere ist nicht erwiesen, ob die in den gleichen Schichten häufigen, bisher meist mit *Marsilia* in Beziehung gebrachten *Sagenopteris*-Blätter mit den Frucht- und Blütenresten der Caytoniaceae zusammengehören.

## 4. Klasse Ginkgoales.

### Ginkgoaceae

von

R. Pilger.

Mit 9 Figuren.

*Ginkgoaceae* Engler, in E. P. 1. Aufl. Nachtr. (1897) 19 (*Salisburyaceae* Link, Handbuch II [1831] 469).

Wichtigste allgemeine Literatur: A. Gouan, Description du *Ginkgo biloba*, dit Noyer du Japon. Montpellier 1812. — L. C. Richard, Comment. bot. Conif. et Cycad. (1826) 133, T. 3 et 3 bis als *Salisburyia* unter *Coniferae-Taxineae*. — Endlicher, Syn. Conif. (1847) 236 als *Salisburyia* unter *Taxineae*. — Eichler, in Martius, Fl. Brasil. IV. I. (1863) 429 als *Salisburyia* unter *Salisburyiae*, in E. P. 1. Aufl. II. 1. (1889) 108 unter *Coniferae-Taxoidea-Taxae*. — Parlatore, in DC. Prodr. XVI. 2 (1868) 506 unter *Coniferae-Taxineae*. — Siebold et Zuccarini, Flora Japon. II (edid. Miquel 1870) 72—75, T. 136. — Bentham, in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. III (1880) 422 und 432 unter *Coniferae-Taxae*. — M. Homi Shirasawa, Iconogr. des Essenc. Forest. du Japon I (1900) T. 8, Fig. 1—14. — A. C. Seward and Miss J. Gowen, The Maidenhair Tree (*Ginkgo biloba* L.), in Ann. of Bot. XIV (1900) 109—154, T. 8—10. — L. Buscaldoni e G. Trinchieri, Sul polimorfismo fogliare del *Ginkgo biloba* Linn., in Malpighia XXI (1907) 187—202, T. II fig. 1—4. — Andreas Sprecher, Le *Ginkgo biloba* L., Genf 1907, 207 S., 2 T., 225 Textfig.; Recherches sur l'origine du système sécrétant du *Ginkgo biloba* L., Beih. Bot. Centralbl. XXIV. 1. Abt. (1908) 68—92, T. 1—2. — J. M. Coulter and Ch. J. Chamberlain, Morphology of Gymnosperms (1910), Cap. V. *Ginkgoales*, 185—219.

— P. Ascherson und P. Graebner, *Syn. Mitteleur. Fl.* 2. Aufl. I (1912) 260—261 unter *Ginkgoariae-Ginkgoaceae*. — O. Warburg, *Die Pflanzenwelt* I (1913) 335—338, Abb. 85. — A. Rehder and E. H. Wilson, in Sargent, *Pl. Wilson*. IV (1914) 1—2. — A. Trotter, *Intorno ad alcuni eccezionali fenomeni d' interesse morfologico e fisiologico in Aesculus e Ginkgo*, Sep. aus *Ann. R. Scuola Sup. d'Agricolt. Portici* XVIII (1923) 22.

**Merkmale.** Diözisch. ♂ Blüten einzeln in den Achseln von Schuppenblättern der Kurzweige, locker, kätzchenförmig; Stam. zahlreich mit 2 Sporangien und kurzer Endschuppe. ♀ Blüten einzeln in den Achseln von Schuppenblättern oder Laubblättern der Kurzweige, lang dünn gestielt; am verdickten Ende des Stieles zwei gegenüberstehende

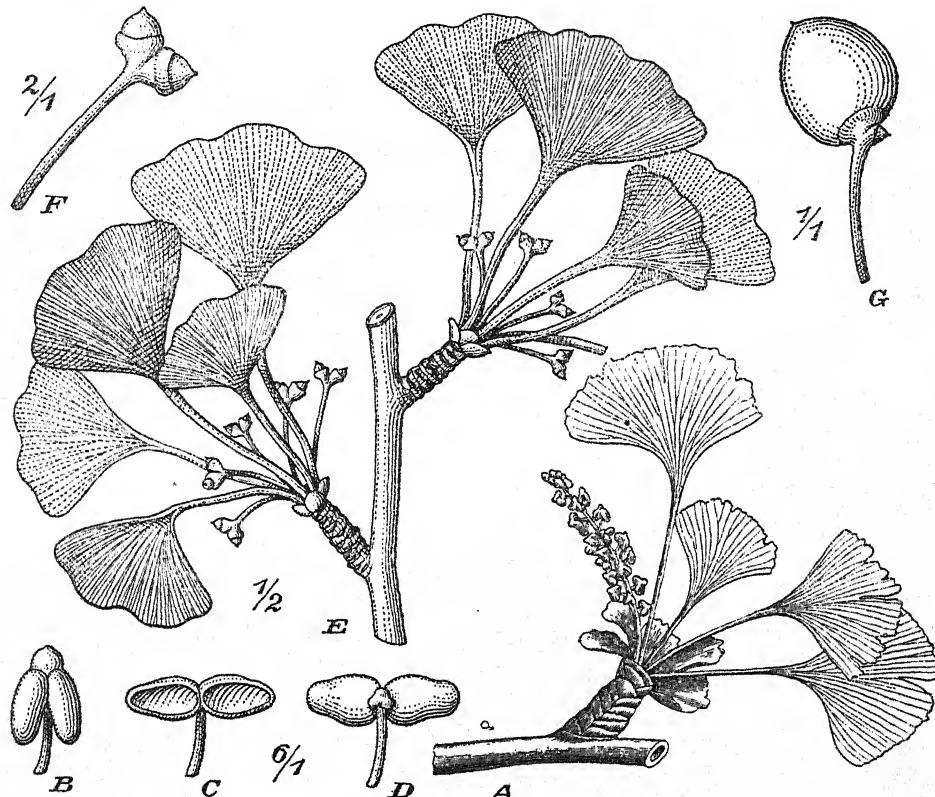


Fig. 96. *Ginkgo biloba* L. A Zweig mit männlichen Blüten. B Stam. C, D dasselbe mit geöffneten Sporangien. E Teil eines Langzweiges mit zwei Kurzweigen mit weiblichen Blüten. F weibliche Blüte. G Frucht. (A und G nach E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 109, nach Richard, das andere Original.)

rudimentäre Carp., die den unteren Teil der Samenanlage manschettenförmig umgeben; Carp. mit einer Samenanlage; Samenanlage gerade, breit krugförmig, mit einem Integument, dieses in die etwas zweilippige Mikropyle kurz vorgezogen; Same (nur einer in der Blüte entwickelt) groß, rundlich, Samenschale mit fleischiger Außenschicht und zweikantiger Steinschicht; Nährgewebe reichlich, stärkehaltig, Embryo groß, mit 2 Keimblättern. — Nur eine rezent Art, Baum mit Lang- und Kurzweigen; Blätter lang, dünn gestielt, Spreite breit keilförmig oder fächerförmig, oft ± tief zweiteilig eingeschnitten, Nerven zahlreich, getrennt, dichotomisch geteilt.

**Vegetationsorgane.** *Ginkgo* wird zu einem stattlichen Baum, dessen Höhe 30 m, ja sogar nach einigen Angaben 40 m, und dessen Umfang 3—4 m erreichen kann; die Rinde ist rissig, dunkelgrau; zuerst zeigt er pyramidalen Wuchs, entwickelt aber später eine ausladende, sparrige Krone. Wie von anderen Gymnospermen werden auch von *Ginkgo* in Japan Zwergexemplare durch gärtnerische Kunst gezogen, die sich großer

Beliebtheit erfreuen. Nach N. M. G r i e r, in *Torreya* XVII (1917) 225, sind die ♂ und ♀ Bäume insofern verschieden, als die ersteren eine schmäler konische Krone haben, während bei den letzteren die unteren Äste weiter ausladen, so daß die Basis des Kegels viel breiter ist.

Die Verzweigung geschieht durch Kurz- und Langzweige. An den Langzweigen von kräftiger Entwicklung stehen die Blätter ziemlich weit voneinander in  $\frac{2}{5}$ - oder  $\frac{3}{5}$ -Spirale; die Endknospe, aus der meist wieder ein Langtrieb, selten ein Kurztrieb hervorgeht, besteht aus ungefähr 15 Schuppen; die untersten sind klein und breit und bestehen fast nur aus verkorktem Gewebe, die inneren sind weicher, haben nur eine verkorkte Spitze oder im Übergang zu den Laubblättern ein Spreitenrudiment; sie tragen ziemlich lange Haare, besonders nach der Spitze zu; die Stellung der Schuppen ist nach der  $\frac{5}{13}$ -Spirale. An den Seitenknospen, aus denen allermeist Kurzzweige, selten Langzweige hervorgehen, sind einige Paare dekussierter Schuppen vorhanden. Die Kurzzweige können viele Jahre andauern und dicklich, bis 3—4 cm lang werden; ihr jährlicher Zuwachs ist gering, sie bringen in jedem Jahre einige Laubblätter hervor; im späteren

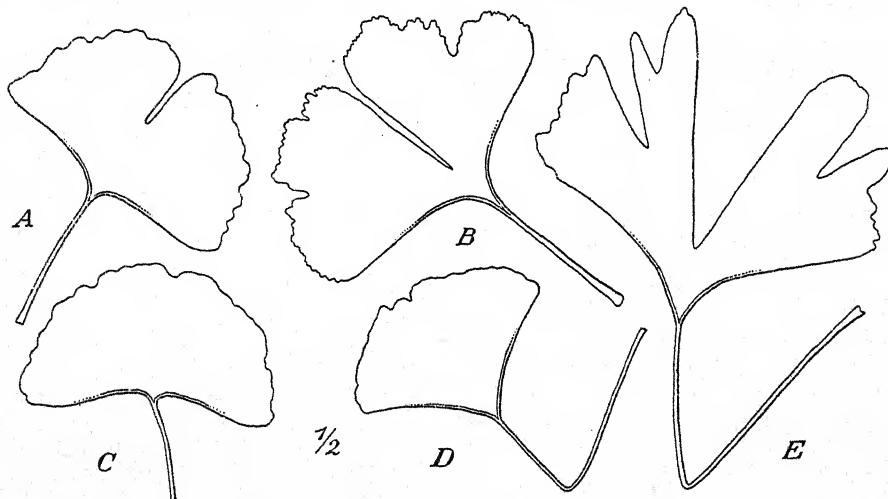


Fig. 97. Blattformen von *Ginkgo biloba* L. A, B von Langzweigen; C, D von Kurzzweigen; E Jugendform. (Original.)

Alter erscheinen sie warzig, von den dichtgestellten Basen der abgefallenen Blätter und Schuppen bedeckt. Öfters verlängert sich plötzlich ein Kurzzweig zu einem Langzweig.

*Ginkgo* ist laubwechselnd, die Blätter dauern nur eine Vegetationsperiode an und fallen im Herbst ab, und zwar tritt der Laubfall an den ♂ Bäumen fast um einen Monat früher ein, als an den ♀. Sehr auffallend ist ihre an Formen der Farne erinnernde Nervatur; die Blätter werden nämlich von einer großen Zahl gleichmäßiger, sich unter sehr spitzem Winkel mehrfach dichotomisch teilender, nicht miteinander seitlich in Verbindung stehender, schmäler, deutlicher Nerven durchzogen (vgl. auch S. 101). Die Form der Laubblätter variiert stark; Fig. 97 gibt eine Reihe der häufigsten Typen schematisch wieder. A und B sind die Formen, wie sie an kräftigen Langzweigen gewöhnlich auftreten. Der Stiel ist schmal, etwa 4—9 cm lang, oberseits gefurcht, an der Ansatzstelle am Zweig nur wenig verbreitert, in der Achsel zottelhaarig; an der Basis der Spreite verbreitert sich der Stiel kurz keilförmig. Die Spreite selbst ist fächerförmig, ungefähr halbkreisförmig, ihr unterer Rand verläuft fast senkrecht zum Stiel (A, B); der gebogene Rand ist mehrfach unregelmäßig gelappt und zeigt dem Stiel gegenüber einen schmalen und tiefen Einschnitt; oder der untere Rand steigt etwas an oder ist seltener breit keilförmig, wobei dann der obere Rand nur gewellt und nicht tief eingeschnitten ist. Die Breite der Spreite beträgt 7—10, auch bis 12 cm. Die Blätter der Kurzzweige sind kleiner (durchschnittlich 4—7 cm breit) und gewöhnlich nicht eingeschnitten, nur am oberen Rande gewellt; die ungefähr halbkreisförmige Gestalt der Spreite überwiegt auch

hier, wobei die keilförmige Verbreiterung des Stiels am oberen Ende gut gegen die Spreite abgesetzt ist; der untere Rand der Spreite kann sogar schwach nierenförmig-herzförmig sein (*C*); anderseits kommt keilförmige Gestalt wie bei *D* vor. Die Jugendblätter (vgl. auch S. 108) sind mehrfach tief eingeschnitten, wie *E* zeigt. Nach G r i e r l. c. sollen die Blätter bei den ♂ Bäumen durchschnittlich mehr eingeschnitten sein als bei den ♀. Der Blattstiel kann verschieden lang werden; das steht im Zusammenhang mit einer möglichst günstigen Einstellung zum Licht; je länger der Stiel wird, desto schmäler wird die Spreite.

**Anatomie der Vegetationsorgane.** Die Epidermis der Blattspreite besteht beiderseits aus einer Schicht unverdickter, im Blattquerschnitt isodiametrischer Zellen; in der Aufsicht erscheinen die Wände leicht gewellt. Die etwas eingesenkten Spaltöffnungen liegen auf der Unterseite unregelmäßig zerstreut. Ein deutliches Palissadengewebe ist nicht entwickelt, doch sind die an die Epidermis grenzenden Blattzellen beiderseits etwas senkrecht zur Oberfläche gestreckt; die Zellen im Inneren des Blattes sind zwischen zwei Gefäßbündeln parallel zur Blattoberfläche verlängert. Im Blatte finden sich sowohl Tannin-Zellen (oder Kanäle) als auch Harzlücken. Die Harzlücken liegen aufeinanderfolgend in Reihen in jeder Gabelung der Gefäßbündel; es sind keine Harzgänge wie bei den Coniferen, sondern kurze Lücken von rundlicher Form, im Durchmesser zwischen 0,15 und 2 mm und bis ca. 7 mm lang. Zum Unterschied von den Harzgängen der Coniferen ist ihre Entstehungsweise, wie Sprecher nachweist, lysigen. Diese Harzlücken kommen auch in anderen Organen bei *Ginkgo* vor, so einige im Mark, dann in der primären Rinde und im Blattstiel, sie fehlen aber in der Wurzel, im Holze und in der sekundären Rinde. Zugleich mit den Harzlücken finden sich tanninhaltige Zellen oder auch, indem die Querwände aufgelöst werden, längere Kanäle. Ferner ist zu erwähnen, daß vielfach in den Parenchymzellen Kalkoxalat-Kristalle vorkommen.

Der Blattstiel wird von zwei Gefäßbündeln durchzogen, die als Teile eines einzigen primären Gefäßbündels angesehen werden. Am Ende des Blattstiels teilt sich jedes Bündel; die äußeren Teilbündel folgen dem äußeren Rand der Spreite und teilen sich noch mehrfach dichotomisch; die inneren Teilbündel durchlaufen parallel die Mitte der Spreite und zwischen ihnen ist der Blatteinschnitt gelegen. Auch sie gabeln sich noch mehrfach, und in der Mitte jeder Blatthälfte treffen sich ihre Gabelzweige mit denen der Randnerven. Das Transfusionsgewebe ist zunächst nur schwach angedeutet, wird aber beim weiteren Verlauf der Bündel in der Blattspreite, wenn das Xylem immer schwächer wird, seinerseits immer stärker entwickelt und umgibt auch das Phloem. Schließlich ist am Ende der Blattspreite an Stelle der Gefäßbündel-Elemente nur noch etwas Transfusionsgewebe vorhanden.

Das sekundäre Holz des Stammes\*) zeigt Jahresringe. Es ist aus Tracheiden aufgebaut, die nach Sprecher zwischen sich Interzellular-Räume lassen, und die gewöhnlich eine Reihe von Hoftüpfeln an den Radialwänden besitzen. An der Grenze des Herbst- und Frühjahrsholzes finden sich auch an den Tangentialwänden Hoftüpfel. Der innere Hof der Tüpfel ist oval; auf einem radialem Längsschnitt kreuzen sich die beiden inneren schräg gerichteten Höfe angrenzender Tüpfel. Die Markstrahlen können bis zum 30. Jahre lebensfähig bleiben und ihrer ganzen Länge nach Stärke enthalten; sie sind eine Zellreihe breit und bis fünf Zellreihen hoch; gegen das Lumen der Tracheide hin finden sich große Tüpfel, die sich aus breiter Basis konisch verengen, so daß in der Aufsicht das Bild von Hoftüpfeln entsteht. Die Markstrahlen setzen sich in der Rinde fort.

Auf die Epidermis des jungen Zweiges folgt ein mehrschichtiges Hypoderm verdickter, verschieden geformter Zellen, die Interzellularräume zwischen sich lassen. In der darauf folgenden Schicht der primären Rinde nimmt das aus großen Zellen gebildete Periderm seinen Ursprung. Die Korkentwicklung ist beträchtlich. An der Innengrenze der primären Rinde finden sich tangential gestreckte Gruppen von Steinzellen, die öfters einen fast geschlossenen Sklerenchymring bilden können. In der sekundären Rinde treten unvollständige Bänder von abgeflachten Bastzellen auf, die stark verdickt sind.

**Blütenverhältnisse.** Die Blüten sind stets diözisch.

\*) Über die allgemeine Anatomie des Gymnospermen-Stammes ist der Abschnitt »Anatomie bei den Pinaceen zu vergleichen.

a) ♂ Blüte. Die ♂ Blüten entspringen aus den Achseln von Schuppenblättern an Kurzweigen; sie sind kätzchenartig, kurz gestielt, locker, ca. 2 cm lang und tragen unregelmäßig spiralfig gestellte, etwas voneinander entfernt stehende Stam. Der Stiel ist meist nackt, doch kommen auch 1—2 schmale Vorblätter vor, die offenbar umgewandelte Stam. sind. Die Stam. haben ein dünnes Filament und eine kurze runde Endschuppe; die Normalzahl der Sporangien ist zwei, doch kommen auch nicht selten 3—4 vor. Die Sporangien entspringen auf der Rückseite (Außenseite) des Stam., sie hängen frei parallel nebeneinander herab und springen an den einander zugekehrten Seiten mit Längsspalten auf; schließlich spreizen sie weit, fast horizontal auseinander. Bei drei oder vier Sporangien steht auch das dritte (und vierte) außen vom Filament, aber hinter den beiden normalen, so daß also auch hier die Sporangiengruppe einseitig bleibt (im Gegensatz zur schildförmigen Sporangiengruppe wie bei *Taxus*). Die Pollenkörner messen  $30 \times 10 \mu$  und sind durch eine mediane Vertiefung längs ihrer Hauptachse charakterisiert. Fujii (vgl. bei ♀ Blüte) fand das Vorkommen von Sporangien (bis zu 13) an Rändern von Laubblättern der Kurzweige zusammen mit normalen Blüten.

Goebel hebt als Charakteristikum der *Ginkgoaceen* hervor, daß die Wand des

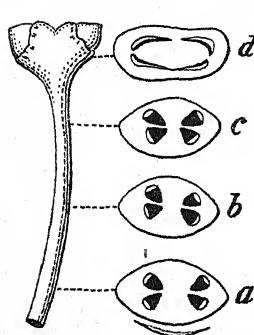


Fig. 98. Weibliche Blüte von *Ginkgo*, a—d Querschnitte durch den Stiel.  
(Nach Wettstein.)

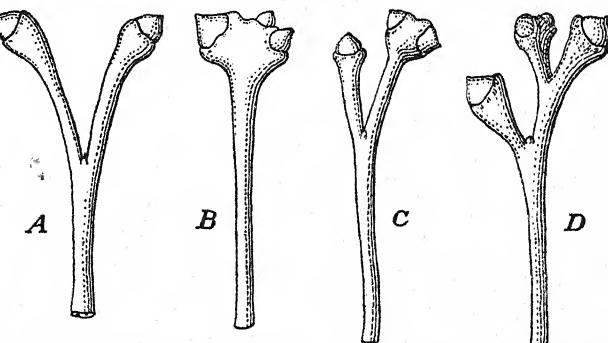


Fig. 99. Formen der weiblichen Blüte von *Ginkgo*. A Blüte mit zweisplättigem Stiel. B Blüte mit drei ungestielten Samenanlagen. C Kombination von A und B, eine gestielte Samenanlage und zwei Samenanlagen auf gemeinsamem Stiel. D Blüte mit mehreren gestielten Samenanlagen. (Nach Wettstein.)

Sporangiums ein Endothecium besitzt, während bei den Cycadeen und Coniferen ein Exothecium (= Epidermis) vorhanden ist (Flora XCI [1902]). Bei *Ginkgo* besitzen also »die Pollensäcke eine Epidermis, unter welcher das Endothecium liegt, in Gestalt einer oder zweier Zellschichten, welche Verdickungsfasern zeigen. Nach innen hin schließen sich diesen dann noch chlorophyllhaltige Wandzellen an. Dieser Bau der Mikrosporangien scheint mir mit dafür zu sprechen, daß *Ginkgo* als Vertreter einer besonderen Gruppe zu betrachten ist, nicht, wie dies früher geschah, als eine Taxacee.« Nach Sprecher (l. c. 156—157) ist die Wand des Mikrosporangiums mehr gleichartig ausgebildet: »Le paroi du sporange est constitué par environ sept couches de cellules dont l'épaisseur n'est pas la même sur tout le partour du sac pollinique, de sorte que l'ouverture se fait moins par un tissu mécanique que par une épaisseur moins résistante des cellules. Les épaississements dans les parois n'apparaissent que tard, immédiatement avant la formation de la fente, à la fin du mois d'avril, ou dans la première moitié du mai. Parfois, les cellules se dessèchent sans produire des épaississements de leur membrane. La couche la plus interne est la couche à cellules nourricières ou à cellules tapetées...«

b) ♀ Blüte. Spezielle Literatur: K. Fujii, On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo biloba* L., in Tokyo Bot. Mag. X. Part. II (1896) 7—8, 18—15, 104—109. — R. v. Wettstein, Die weibliche Blüte von *Ginkgo*, in Öst. Bot. Ztschr. XLIX (1899) 417—425, T. VII. — L. Čelakovský, Die Vermehrung der Sporangien von *Ginkgo biloba* L., in Öst. Bot. Ztschr. L (1900) 229—236, 276—288, 337—341. — K. v. Spiess, *Ginkgo*, *Cephalotaxus* und die Taxaceen, in Öst. Bot. Ztschr. LII (1902) 432—436, 469—473, LIII

(1903) 1—9. — A. Sprecher, l. c. (1907) 93—146. — H. R. Mari de Haan, Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments, Groningen (1920) pp. 33—44. —

Die ♀ Blüten entspringen einzeln in den Achseln der Laubblätter oder der diesen vorausgehenden obersten Schuppenblätter an Kurzzweigen, und zwar mehrere am Kurzzweig; sie besitzen einen längeren, dünnen Stiel, der am Ende verdickt ist und hier normal zwei transversal gestellte Samenanlagen trägt; diese sind am Grunde rings von einer krägenartigen, napfförmigen wulstigen Anschwellung umgeben, die als rudimentäres Carp. zu deuten ist. Die Samenanlage ist breit krugförmig, das einzige Integument ist in die etwas querlippige Mikropyle kurz vorgezogen (Fig. 96). Der Gefäßbündel-Verlauf ist folgender (Fig. 98): Unmittelbar über dem Ansatz des Stieles finden sich zwei Bündel, die in Xylem und Phloem umgekehrte Orientierung im Vergleich zu den Bündeln des Tragblattes zeigen. Diese spalten sich bald in je zwei Bündel, die im Stiel dauernd getrennt verlaufen, so daß also der Stiel von vier Bündeln durchzogen ist. Dies Verhalten spricht für die Annahme von zwei selbständigen Carp. (vgl. weiter unten die verschiedenen Deutungen der Blüte), zu denen je zwei Bündel gehören; im Stiele des Laubblattes finden sich auch zwei Bündel.

Zahlreich überall an ♀ Bäumen sind nun Anomalien der Blüte zu finden, die in verschiedener Beziehung vom normalen (häufigsten) Typus abweichen. Man wird in ihnen, wenigstens teilweise, keine Missbildungen zu sehen haben, sondern (ebenso wie bei den Formen des ♀ Sprößchens von *Taxus*) Formen, die noch innerhalb der möglichen Variationsbreite liegen. Wettstein unterscheidet 4 Typen (vgl. Fig. 99):

1. Blüten mit ± zweispaltigem Stiel (Fig. 99 A). Diese kommen besonders aus den Achseln von Schuppenblättern. Die beiden Carp. weichen etwas auseinander und bilden ihre Basis stielartig aus. Bemerkenswert ist das Auftreten eines kleinen Gewebehöckers zwischen den beiden Schenkeln oder auch zweier solcher Höcker, die mit den Schenkeln dekussiert stehen; man kann diese als rudimentäre Blätter (Carp.) betrachten.

2. Blüten mit mehr als zwei Samenanlagen ohne Stielbildung unter jeder Samenanlage (Fig. 99 B); es können drei oder vier Samenanlagen vorkommen. Während man im ersten Falle die Andeutung einer Carpell-Vermehrung vor sich hat (die dekussiert stehenden Höcker!), liegt hier eine Spaltung der beiden Carp. in derselben Ebene vor; zwei Samenanlagen gehen aus einem Fruchtblatt hervor. Der Fall 1 ist eine Rückschlagsbildung, der Fall 2 als Spaltung ein progressiver Prozeß, wobei man an die Tendenz der Laubblätter, sich dichotom zu teilen, denken kann. Öfters kommt eine Kombination von Fall 1 und 2 vor (Fig. 99 C).

3. Blüten mit mehr als zwei Samenanlagen und deutlichem Stiel jeder Samenanlage. Fig. 99 D stellt diesen Fall dar; zuerst findet eine dichotomische Teilung statt, wobei wieder zwischen den beiden Schenkeln der Höcker steht; der eine Schenkel teilt sich dann wieder dichotom und der eine Schenkel trägt noch einmal zwei Samenanlagen. Dieser Typus ist zunächst auf Fall 1 zurückzuführen, dann kommt es aber zu Spaltung eines Astes nach Fall 2, nur daß hier die Spaltungsergebnisse gestielt sind.

4. Blüten mit einer Samenanlage. Es handelt sich hier um den Ausfall eines ganzen, eine Samenanlage tragenden Blattes; es sind im Stiel nur zwei Gefäßbündel vorhanden, wie im Stiel eines Laubblattes.

Wettstein stützt seine Auffassung der Anomalien besonders durch den Gefäßbündelverlauf. Bemerkenswert ist, daß er bei Vorkommen mehrerer (auch gestielter) Samen-

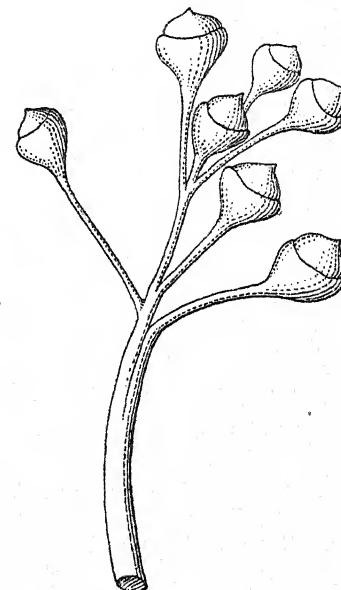


Fig. 100. Weibliche Blüte von *Ginkgo* mit 7 gestielten Samenanlagen.  
(Nach Sprecher.)

anlagen keine Vermehrung der Carp. annimmt (höchstens die Rudimente solcher sind in den Höckern vorhanden). Dem tritt Čelakovský nach seinen Beobachtungen an Anomalien entgegen. Auch dieser Autor unterscheidet die beiden Haupttypen von Wettstein (1 und 2), bemerkt aber, daß auch wirkliche Carpell-Vermehrung vorkommt; die von Wettstein nur rudimentär gesehenen Carp., die Höcker, können zu ausgebildeten Carp. werden; gewöhnlich ist nur ein drittes, medianes hinteres Carp. (= Samenanlage, vgl. unten) vorhanden und eventuell ein rudimentärer Höcker oder auch zwei Paare von Carp., wobei dann wieder ein Höcker die Anlage des dritten Paars darstellt. Die Ver-

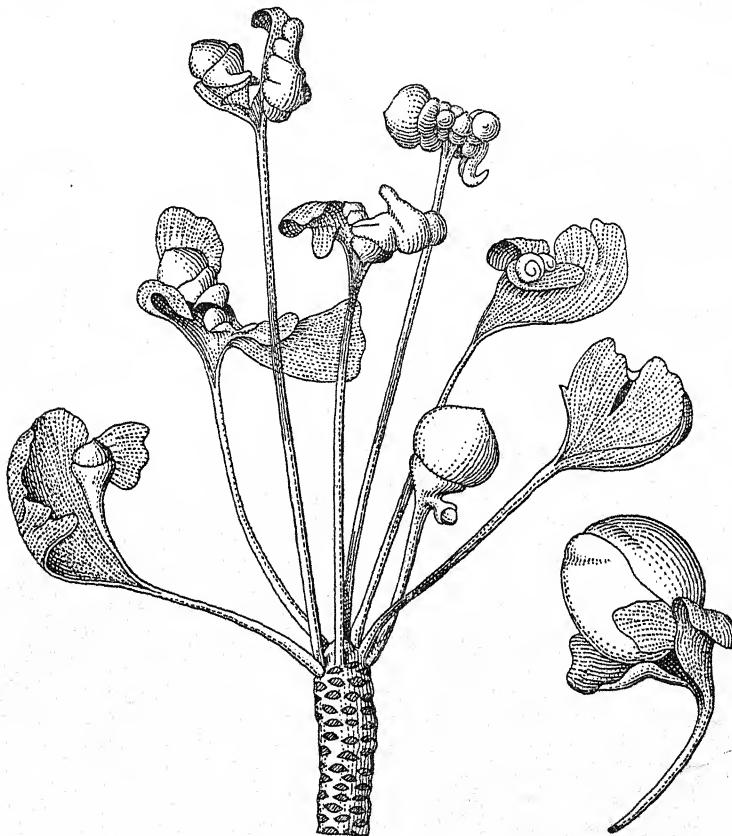


Fig. 101. Abnorme Entwicklung von Samenanlagen auf Kurzweigblättern bei *Ginkgo*. Rechts unten ein einzelner Same mit Längslinie. (Nach Fujii.)

mehrung der Carp. kann noch weiter gehen. Fujii beschreibt einen Blütenproß, der neun gestielte Samenanlagen in spiraler Folge längs der Achse und am Ende sogar eine beschuppte Knospe trug. Eine solche Vermehrung der Samenanlagen zeigt auch Fig. 100 nach Sprecher. Diese Form des weiblichen Sprosses betrachtet nun De Haan als die ursprüngliche, aus der der normale (häufigste) Typus mit 2 Carp. reduziert ist. Sie entspricht dem vegetativen Sproß, an dem das erste Paar gegenständig ist (oder auch noch das zweite dekussiert gestellt) und dann die anderen Blätter spiraling folgen. Fallen die dem ersten (oder dem ersten und zweiten Paar) folgenden Carp. fort, wie es jetzt gewöhnlich der Fall ist, so bleiben eben die gegenständigen oder dekussierten Carp. übrig; ursprünglich waren die Samenanlagen gestielt, die Blüte mit einem oder zwei Paar sitzender Samenanlagen ist eine Reduktionsform. Eine wesentlich andere Abnormalität der ♀ Blüte wird ferner von Fujii nach japanischem Material beschrieben (Fig. 101); ähnlich auch von Trotter nach Material von Portici. Es fanden sich nach Fujii (an einzelnen

Bäumen reichlich, aber nicht an jedem Kurzweig) Samenanlagen am Rande von Laubblättern. Die Bildung der Samenanlagen geht auf Kosten der Blattfläche vor sich, diese ist an den betreffenden Stellen eingekerbt oder eingeschnitten, im ganzen verkleinert; manchmal ist fast das ganze Blatt in eine Gruppe von Samenanlagen umgewandelt. Die Samen auf den Blättern sind kleiner als normale. Die Samenanlagen sind am Grunde ebenso wie die normalen von einer napfförmigen Schwellung umgeben. Die Samenanlage oder besser noch der Same zeigt oft (Fig. 101, rechts) eine Längslinie in der Ebene des Blattes, die den Kanten des Steinkernes entspricht.

Zum Schluß seien noch die teilweise sich widersprechenden Ansichten verschiedener Autoren über die morphologische Bedeutung des weiblichen Blütenprosses und seiner Teile kurz berührt. Die Beschreibung, die hier am Anfang des Kapitels von der normalen weiblichen Blüte gegeben ist, entspricht der Anschauung von Wettstein und von Eichler, die mir am meisten begründet erscheint. Wettstein entscheidet sich dahin (p. 442) »dass die normale Blüte von *Ginkgo* aus einem Gebilde besteht, das einem blos zwei transversale Fruchtblätter tragenden Spross gleichwertig ist.« Ferner: »Das Wesentlichste ist die Werthigkeit der normalen ♀ *Ginkgo*-Blüte als axillärer Spross mit zwei transversal gestellten fertilen Fruchtblättern.« Eichler in E. P. 1. Aufl. II. 1. gibt an: »♀ länger gestielt mit meist 2 gegenüberstehenden, einfach behüllten Sa. auf rudimentären, kurz manschettenförmigen Frb.« Fujii kommt zu dem Resultat, dass der normale Stiel die Blütenachse ist, deren Endknospe unterdrückt ist und die nur zwei rudimentäre Carp. trägt; die Samenanlage ist ein Organ von Blattnatür, die Schwellung am Grunde der reduzierte Teil der Lamina des Carpell-Blattes. Čelakovský stimmt bis auf die Auffassung des Carp. mit Eichler überein. Nach ihm ist der Wulst nicht ein reduziertes Carp., sondern das Carp. ist ganz in die Samenanlage umgewandelt (Ovularcarpell): »die Spreite des Sporophylls (das man auch als Ovularblatt bezeichnen kann) bildet selbst einzig und allein das Ovulum. Der Wulst gehört der Samenanlage als accessorische Bildung an oder ist der Verdickung des Carpells am Grunde der Samenanlage bei den Cycadeen zu vergleichen. Weiter ab stehen in ihren Erklärungs-Versuchen van Tieghem und Delpino. Der erstere hält den ganzen ♀ Spross für ein Blatt; der Blütenstiel ist also nach ihm der Stiel eines Blattes, das von einer rudimentären Achse hervorgebracht ist, die sich in der Achsel des Tragblattes befindet; die ♀ Blüte ist danach ein Carp., das Samenanlagen trägt, deren Zahl der Zahl der Lappen eines Blattes entspricht. Delpino nimmt entsprechend seiner Deutung der Coniferen-Fruchtschuppen an, daß der ♀ Blütenproß in Wahrheit ein blattartiger, von zwei je eine Samenanlage tragenden verschmolzenen Seitenlappen (Plazentarlappen) des Tragblattes gebildeter Innenauswuchs ist. Die Tragblätter (Niederblätter oder Laubblätter des Kurzweiges) sind die eigentlichen Carpelle, zu ihnen gehört der sogenannte Blütenproß, der nur eine Verwachsung von Seitenlappen des Tragblattes darstellt. Endlich sei noch Rasbürger erwähnt, der die Auffassung vertritt, daß der ♀ Sproß ein Blütenstand ist, daß also die Samenanlagen sekundäre Sprosse, Blüten, darstellen. (Hier ist ferner die allgemeine Einleitung zu den Coniferae zu vergleichen).«

### Embryologie.

Spezielle Literatur: Sakugoro Hirase, Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba*, in Journ. Coll. Scienc. Imp. Univ. Tokyo VIII (1895) 307—322, T. 31—32; Second mémoire. I. c. XII (1899) 103—149, T. 7—9; Über das Spermatozoid von *Ginkgo biloba*, in Tokyo Bot. Mag. X. Part. I no. 116 (1896) 325 (Japanisch); Untersuchungen über das Verhalten des Pollens von *Ginkgo biloba*, in Bot. Centralbl. LXIX (1897) 33—35. — H. J. Webber, Notes on the fecundation of *Zamia* and the pollen tube apparatus of *Ginkgo*, in Bot. Gaz. XXIV (1897) 225—235, T. 10. — K. Fujii, On the morphology of the spermatozoid of *Ginkgo biloba*, in Tokyo Bot. Mag. XIII (1899) 260—266, T. 7 (Japanisch, mit Figurenerklärung in englischer Sprache). — S. Ikeno, Contribution à l'étude de la fécondation chez le *Ginkgo biloba*, in Ann. Scienc. Nat. 8. Sér. XIII (1901) 305—318, T. 2—3. — Mel T. Cook, Polyembryony in *Ginkgo*, in Bot. Gaz. XXXIV (1902) 64—65, 1 Fig.; I. c. XXXVI (1903) 142. — Grace Wigglesworth, The cotyledons of *Ginkgo biloba* and *Cycas revoluta*, in Ann. of Bot. XVII (1903) 789—791. — W. Arnoldi, Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen. VI. Über den Bau der Zellkerne im Embryo von *Ginkgo biloba*. VII. Die Embryobildung bei *Ginkgo biloba*. Ann. Inst. Agronomique et Forestière à Nowo-Alexandria XVI (1903) 1—22. — H. L. Lyon, The embryogeny of *Ginkgo*, in Missouri Bot. Stud. III (1904) 275—290, T. 29—43. — Ida Eleanor Carothers, Development of ovule and female gametophyte in *Ginkgo biloba*, in Bot. Gaz. XLIII (1907) 116—130, T. 5—6. — Margaret

Campbell Mann, Microsporogenesis of *Ginkgo biloba* L. with especial reference to the distribution of the plastids and to cell wall formation, in Univ. Calif. Public. in Agricult. Sc. II (1924) 243—248, T. 44. —

Die ganze Entwicklung vom Auftreten der Samenanlagen bis zum Abfallen der Samen erfolgt in einer Vegetationsperiode.

a) Entwicklung der Samenanlage. Die Samenanlagen treten im April hervor. Der Nucellus streckt sich schnabelartig vor und eine große Pollenkammer kommt dadurch zustande, daß nur das äußere Gewebe dieses Fortsatzes wächst, wodurch das innere Gewebe zerrissen wird und degeneriert. Die Embryosackmutterzelle im Nucellus ist

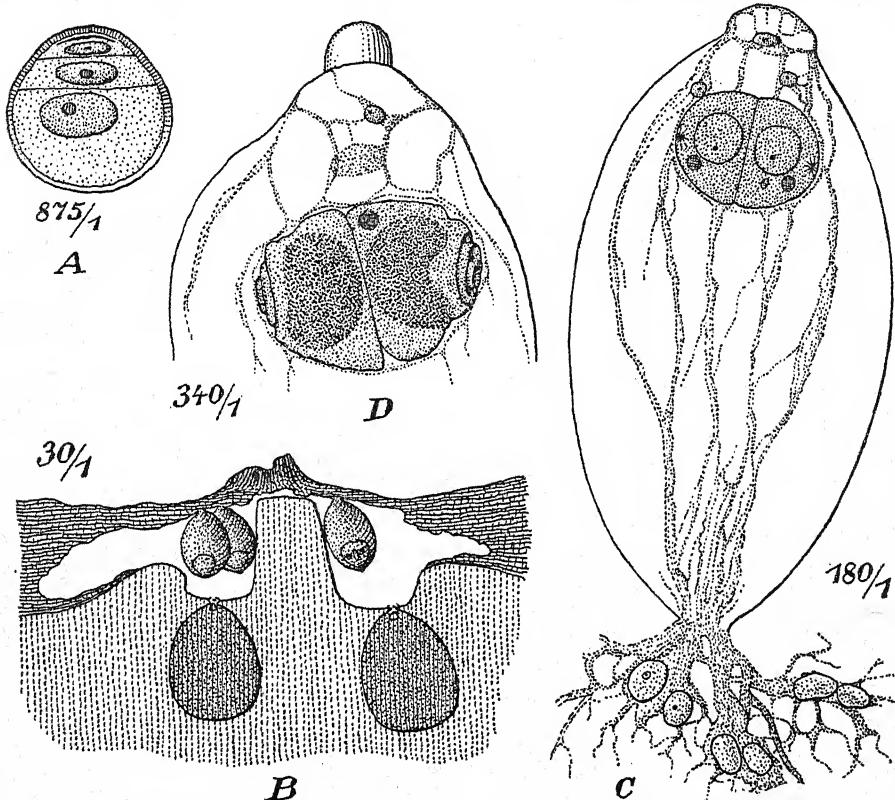


Fig. 102. A Pollenkorn von *Ginkgo* zur Zeit des Ausstübens. B Oberes Ende des älteren ♀ Gametophyten mit Pollen- und Archegonienkammer, in die das Ende des Endosperm hineinwächst; drei Pollenschläuche ragen in die Pollenkammer hinein; oben (dunkel) Nucellus-Rest; im Endosperm zwei Archegonien. C Pollenschlauch, Teilung der Körperzelle, die Blepharoplasten schwach sichtbar. D Bildung der Spermatozoiden. (Nach Hirase.)

von »spongy tissue« umgeben, das wohl ursprünglich ein Archespor ist, nunmehr aber die Funktion der Ernährung der Embryosackmutterzelle hat. Durch Tetradenteilung entsteht der Embryosack (Megaspore), der eine deutliche Membran erhält, die allmählich beträchtlich dick wird und von ähnlicher Struktur wie bei den Cycadeen ist (vgl. dort). b) ♀ G a m e t o p h y t. Der Kern des Embryosacks teilt sich zur Bildung des Nährgewebes (Endosperm, Prothallium). Bis zum 64-kernigen Stadium finden die Teilungen simultan statt, dann unregelmäßig, bis beim Stadium von 256 Kernen Zellbildung erfolgt; der Embryosack wird ganz von stärkehaltigem Gewebe erfüllt. Dann gehen aus Initialzellen des Randes zwei Archegonien hervor, die wie bei den Cycadeen aus zwei Halszellen und einer großen Zentralzelle bestehen. Kurz vor der Befruchtung (die in Japan Anfang September stattfindet) wird eine kleine und ephemerale Bauchkanalzelle abgeschnitten. c) Entwicklung der Pollenkörner, ♂ G a m e t o p h y t und Befruchtung. Bei der

Entstehung der Pollenkörper in Tetraden in den Pollenmutterzellen erfolgt erst eine zweimalige Teilung des Kernes, ehe Wände gebildet werden. Die Plastiden der Zelle werden den Teilungen entsprechend angeordnet und jedes Pollenkorn erhält ungefähr ein Viertel von ihnen. Ebenso wie für die Cycadeen ist für *Ginkgo* die Befruchtung durch große Spermatozoiden charakteristisch, deren Bildung in prinzipiell gleicher Weise erfolgt (vgl. die Darstellung bei den Cycadeen). Das Pollenkorn schneidet zwei kleine vegetative (Prothallium-) Zellen ab, von denen eine bald degeneriert und nur als kleine Verdickung der kräftigen Wandung des Pollenkorns sichtbar bleibt. Die große Pollenzelle teilt sich in die generative und die später den Pollenschlauch bildende Zelle (Fig. 102 A). In diesem Stadium findet die Bestäubung statt (Ende April bis Anfang Mai in Japan). Nach der Bestäubung wird die Pollenkammer oben abgeschlossen. Sie vergrößert sich dann zu einer Höhlung, die später bis zum Embryosack reicht, so daß die Archegonien frei liegen, und es entsteht zugleich, indem das Endosperm seitlich stärker wächst, über den Archegonien eine Höhlung (Archegonienkammer); die Mitte des Endosperms wächst zu einer Art Säule aus, die den Nucellus-Rest in die Höhe hebt (Fig. 102 B). In der Pollenkammer treibt die größere Zelle des Pollenkorns aus, der Pollenschlauch wächst rückwärts in das Nucellus-Gewebe und verzweigt sich dort haustorienartig; das dicke Ende, das den generativen Kern enthält, ragt frei in die Pollenkammer heraus (Fig. 102 B, C). Der generative Kern teilt sich in Stiel- und Körperkern, die nicht durch Zellwände getrennt sind. Die Körperzelle teilt sich weiter und bildet wie bei den Cycadeen (vgl. dort) zwei große Spermatozoiden, deren Cilienband dem Blepharoplasten seine Entstehung verdankt. Die Spermatozoiden sind  $80-110 \mu$  :  $50-85 \mu$  groß. Nachdem die Spermatozoiden frei geworden sind, bewegen sie sich in der Pollenkammer und dringen zu den Archegonien vor. Es ist öfters behauptet worden, daß die Befruchtung erst nach Abfall der Samenanlagen vom Baum stattfindet. Ich eno hebt hervor, daß das nicht unmöglich ist, aber bisher nicht nachgewiesen ist, während die Befruchtung bei noch auf dem Baume befindlichen Samenanlagen sicher nachgewiesen wurde. d) Embryo bildung. In dem sich vergrößernden Ei findet nach der Befruchtung freie Kernteilung statt bis zur Bildung von 256 Kernen. Dann setzt Wandbildung ein und ein undifferenziertes Gewebe, das den Proembryo darstellt, füllt das Ei aus. Nunmehr erfolgen besonders Zellteilungen an dem von der Mikropyle abgekehrten Ende (Fig. 103) und eine breite Gewebemasse dringt in das Endosperm vor, ohne daß die sonst für die Gymnospermen so charakteristische Suspensor-Region zur Ausbildung kommt. Allmählich differenzieren sich aus diesem Gewebe Wurzel, Stämmchen und zwei Kotyledonen. Öfters entwickelt sich auch ein zweiter Embryo ±.

**Frucht und Same, Keimung.** Von den beiden Samenanlagen der Blüte entwickelt sich gewöhnlich nur eine zum Samen, die andere bleibt unentwickelt stehen. Rings um die Basis des Samens bleibt die kleine Manschette des Carpells (hier zirka 8 mm im Durchmesser) erhalten. Der Same ist groß, fast kugelig, gelb,  $2\frac{1}{2}$ –3 cm dick. Die Samenschale hat eine harzig fleischige Außenschicht, dann folgt eine holzige Schicht (Steinkern). Der Steinkern ist zirka 2 cm lang, ellipsoidisch, zusammengedrückt, deutlich 2-kantig oder

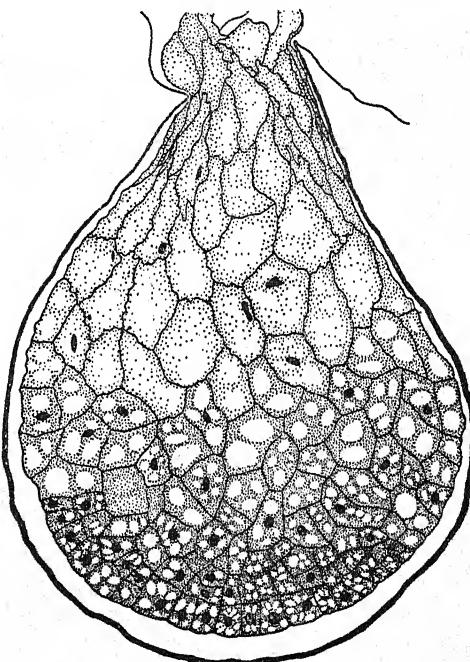


Fig. 103. Alteres Stadium des Proembryo bei *Ginkgo*. Der Embryo wird von dem kleinzeligen Gewebe des unteren Endes gebildet werden. (Nach Lyon.)

auch häufig 3-kantig, selten 4-kantig; zwischen den Formen kommen Übergänge vor (vgl. Miss Affortt and Miss La Rivière, On the ribbing of the seeds of *Ginkgo*, in Ann. of Bot. XXIX [1915] 591—594). Der Steinschicht liegt dann noch eine innere dünne Schicht dünnwandiger Zellen an (Fig. 104 A), die bei der Samenanlage weich und saftig ist, dann aber vertrocknet und beim reifen Samen eine papierartige Haut bildet. Das reichliche Nährgewebe enthält Stärke; der große Embryo besitzt zwei Kotyledonen; die mit ihren Oberseiten aneinander liegen. Der Gefäßbündelverlauf ist folgender: Durch Öffnungen in der Steinschicht treten zwei Bündel ein, die an der Oberfläche der inneren Schicht des Integumentes verlaufen und dort enden, wo das Integument vom Nucellus frei wird. Von dem äußeren Gefäßbündelsystem anderer Gymnospermen-Samen mit ancestralen Zügen (vgl. bei den Cycadeen) ist also hier nichts vorhanden.

Bei der Keimung bleiben die Kotyledonen im Samen eingeschlossen. Da sie auf der Oberseite Spaltöffnungen besitzen, ist anzunehmen, daß bei den Vorfahren die Koty-

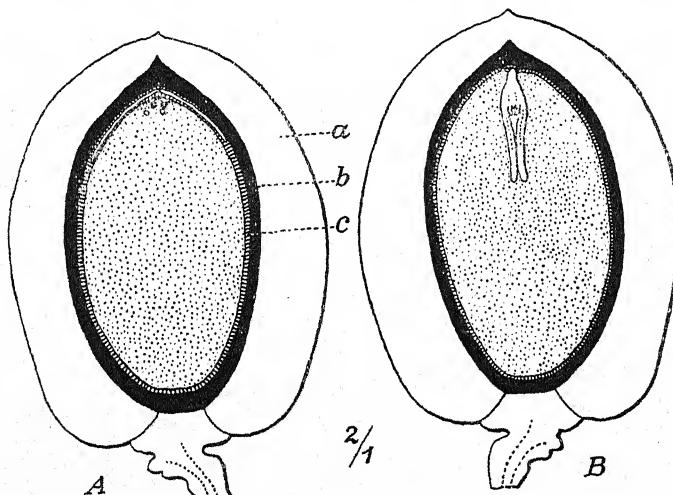


Fig. 104. Durchschnitt durch ältere Samenanlage und Samen von *Ginkgo*. Bei A die Steinschicht schon ausgebildet, aber die innere Schicht noch weich, der Nucellus am oberen Ende frei. a Äußere, b mittlere (Stein-), c innere Schicht des Integumentes. (Nach Coulter und Chamberlain.)

ledonen sich oberirdisch ausbreiteten. Die ersten beiden Blätter, die am Sproß der jungen Pflanze auf die Kotyledonen folgen, sind klein, schuppenförmig, die ersten Laubblätter sind mehrfach tief eingeschnitten.

**Geographische Verbreitung.** *Ginkgo biloba*, das Relikt einer ehemals weitverbreiteten und artenreichen Pflanzengruppe, wird heutigen Tages auch in Ostasien nirgends mehr wildwachsend angetroffen; auch von dort ist die Pflanze nur kultiviert bekannt. Neuere Angaben über spontanes Vorkommen in China und Japan (vgl. z. B. Seward und Gowen) beruhen nach Wilson auf Verwechslung mit *Cercidiphyllum japonicum*. Wilson, der in China den Baum bis zu 1500 m über Meer überall kultiviert sah, fand ihn nirgends spontan wachsend.

**Verwendung.** *Ginkgo* wird in Ostasien und auch vielfach in Europa als Schmuckbaum kultiviert; er ist in Europa durchaus winterhart. In China und Japan hat er religiöse Bedeutung und wird besonders um Tempel angepflanzt. In schöner Form kann er nur aus Samen gezogen werden, Stecklinge liefern keine guten Exemplare. Das Holz wird zu Tischlerarbeiten benutzt. Dann werden die Samenkerne (das Nährgewebe) in China und Japan geröstet genossen und vielfach Speisen zugesetzt; sie sind ein geschätzter Artikel.

**Verwandtschaftliche Beziehungen.** In den älteren Systemen wurde die Gattung *Ginkgo* bei den Taxaceen (oder Taxineen) geführt. Nun ist diese Familie im älteren Sinne, also mit Einschluß der *Podocarpaceae* und *Cephalotaxaceae* durchaus unnatürlich;

am wenigsten aber ist an eine nähere Verwandtschaft von *Ginkgo* mit irgendeiner dieser Gruppen zu denken. Den Anstoß dazu, der Gattung *Ginkgo* eine besondere Stellung einzuräumen, gab die Entdeckung der Befruchtung durch vielwimperige Spermatozoiden; Engler gründete auf sie (1897) eine eigene Familie und eine eigene Klasse der Gymnospermen (*Ginkgoales* Engler, *Ginkgoariae* Aschers. u. Graebn.). In dem Modus der Befruchtung gleicht *Ginkgo* durchaus den Cycadeen, doch können deshalb keine verwandtschaftlichen Beziehungen angenommen werden. Beide Gruppen stehen noch auf einer niedrigeren Stufe in bezug auf Befruchtung als die übrigen Gymnospermen — es liegen parallele Reihen der Entwicklung vor. Fundamentale Unterschiede trennen die Cycadeen von den Ginkgoaceen: der unverzweigte Stamm, die Blattform, das reichliche Mark des Stammes, die Entwicklung zentripetalen Holzes, die Form der Staubblätter, der Gefäßbündelverlauf im Samen usw. Aber auch von den Coniferen muß *Ginkgo* abgerückt werden. Die Selbständigkeit des Ginkgoaceen-Stammes zeigt sich schon in seinem Alter und seiner ehemals starken Entwicklung; dann ist die Blattform und Blattnervatur durchaus eigenartig; die Harzlücken entwickeln sich lysigen; ferner kommt unter anderem die Form der ♀ Blüte in Betracht, die Befruchtung durch Spermatozoiden, der eigentümliche Proembryo. So entspricht es den gegebenen Verhältnissen am besten, wenn auf die Ginkgoaceen eine besondere Klasse der Gymnospermen begründet wird, die zwischen Cycadeen und Coniferen steht. Im übrigen ist der allgemeine Teil bei den Coniferen zu vergleichen, in dem oft auf *Ginkgo* Bezug genommen ist.

Einige Gattung: *Ginkgo* L. Mant. Pl. alt. (1771) 313; Thunb., Fl. Japon. (1784) 358 (*Salisburia* Smith, in Trans. Linn. Soc. III [1797] 330; *Salisbury* Link, Enum. II. [1822] 402; *Pterophyllum* Nelson [Senilis], Pinac. [1866] 163; *Gingkyo* Mayr 1906)\*).

1 Art, *G. biloba* L. (*Salisburia adiantifolia* Smith, *Pterophyllum salisburiensis* Nelson). Der deutsche Reisende und Arzt Engelbert Kämpfer, der eine holländische Gesandtschaft begleitete, lernte den Baum Ende des 17. Jahrhunderts in Japan kennen und beschrieb ihn 1712 in seinen *Amoen. Exot. Fasc. V.* 811 als »*Ginkgo, vel Gin an, vulgo Itsjo. Arbor nucifera folio Adiantino.*« Nach Europa wurde der *Ginkgo*-Baum 1727—1737 eingeführt, und zwar nach Holland, in England war er nicht vor 1754 bekannt. Seiner eigenartigen Blattform wegen erregte er bald Aufsehen; allmählich ging er in die Kultur als Garten- oder Parkbaum über und ist als solcher heute weit verbreitet. In Südfrankreich, der Südschweiz und im Mittelmeergebiet fruchtet der *Ginkgo*-Baum leicht, gelegentlich auch in England (vgl. *Kew Bull.* 1922 Nr. 9) und Deutschland. Gartenformen sind f. *macrophylla* mit sehr großen Blättern, f. *dissecta* oder *lacinata* mit mehrfach tiefgeteilten Blättern und f. *variegata* mit gelbscheckigen Blättern. Der japanische Name ist *Icho-no-ki* oder *Ginnan-no-ki*; in China in der Provinz Fukien wird die Pflanze *Gin-ko* = Silberfrucht genannt (in anderen Provinzen hat der Name *Gin-ko* andere Bedeutung), in manchen Ggenden auch *Hin-ko* = Mandelfrucht oder (nach Wilson) *Peh-k'o* = weiße Nuß; englisch: Maidenhair tree, französisch: Noyer du Japon, l'arbre aux quarante écus.

## Fossile Ginkgoaceae und Verwandte

von

R. Kräusel.

**Allgemeines, Vorkommen usw.** Die Familie der *Ginkgoaceae* war in früheren geologischen Zeiten in zahlreichen Arten weltweit verbreitet. Dabei liegt der Höhepunkt der Entwicklung im Jura, sie sind aber auch in älteren Schichten schon häufig. Meist findet man nur die Blätter, die bei den jüngeren Formen ± an *G. biloba* L. erinnern, teilweise allerdings stärker geteilt waren. An ihre Stelle treten in den älteren Schichten mehr und mehr schmalzipflige Blätter (*Baiera* F. Braun), doch ist die Grenze zwischen *Baiera* und *Ginkgo* nicht scharf zu ziehen. Die ältesten Formen, die man mit einiger Sicherheit hierher stellen kann, finden sich im Rotliegenden. Ob auch die »*Palaeophyllales*« Arbers (Dev. *Floras* [1921] 56) im Karbon und Oberdevon Ginkgophyten sind, ist ganz ungewiß, da man die zugehörigen Blütenorgane noch nicht kennt, wie solche für das Mesozoikum in engster Vergesellschaftung mit den Blättern mehrfach nachgewiesen worden sind. Die Staubblätter der als *Stachyopitys* Schenk (vielleicht gehört hierher auch *Dis-*

\*) Die durch Mayr (Fremdländ. Wald- und Parkhäuser [1906] 134, 288) erfolgte Umänderung des Namens in *Gingkyo* (einh. Name Gingkyo, Ginkyo) ist abzulehnen; vgl. auch *Mitt. Deutsch. Dendr. Ges.* 1922 p. 93.

*costrobus* Krässer) beschriebenen ♂ Blüten tragen im Gegensatz zu der lebenden Art mehrere Pollensäcke. Auch samentragende Stengel sind bekannt. Sie tragen ebenfalls mehrere Samen. Manche Autoren stellen hierher auch *Antholithus Zeilleri* Nathorst, *Beania Carruth.* und *Stenorhachis* Saporta (= *Icostrobus* Raciborski), die aber wohl eher zu Cycadophyten gehören. Allgemein nimmt man wohl an, daß auch die meisten fossilen Ginkgo-Gewächse Bäume oder Sträucher waren. Es muß daher auffallen, daß man unter den zahlreichen fossilen Koniferenhölzern noch keines den Ginkgoaceen zuweisen konnte, denn sämtliche als *Physematopitys* Göpp. beschriebenen Stücke halten kritischer Prüfung nicht stand (vgl. Kräusel, Jahrb. Preuß. Geol. L. A. f. 1917, II [1923]). Wir sind also im wesentlichen auf die Blätter angewiesen, die lange verkannt, zuerst als Farne (*Cyclopterus*) oder gar Algen beschrieben worden sind. Erst Heer klärte durch Entdeckung der Blütenorgane die Beziehungen auf. Viele Blätter sind denen von *G. biloba* L. so ähnlich (auch im anatomischen Bau), daß man sie dem gleichen Genus zuweisen muß. Es ist kaum zweckmäßig, sie als *Ginkgoites* Seward (Foss. Plants 4 [1919] 10) abzusondern. Die heutige Art ist doch nur ein Residuum einer früher viel zahlreicheren Gruppe und dementsprechend ist der Gattungsbegriff sinngemäß zu erweitern.

Daneben gibt es im Mesozoikum eine Anzahl Blätter, die man zwar auch mit den Ginkgoaceen in Verbindung bringt, ohne sie einfach dieser Familie zuweisen zu können. Für sie alle kann als umfassender Begriff die Bezeichnung *Ginkgoales* oder *Ginkgophyta* (Nathorst) benutzt werden.

### Einteilung.

**Ginkgo** L. (*Ginkgoites* Seward). — Schon im Jura-Lias nicht selten, im Mittleren Jura am häufigsten, von weltweiter Verbreitung, scheint aber in einigen Gebieten gefehlt zu haben (Ostindien?). Es sind zahlreiche Arten beschrieben worden, die oft schwer zu unterscheiden sind (vgl. Seward, Foss. Pl. 4 [1919] 10 u. f.). Auch die Blattform von *G. biloba* variiert ja beträchtlich (Kräusel, Centralbl. f. Min. [1917] 63).

Häufige Arten sind *G. digitata* (Brongn.) Heer, dieser sehr ähnlich *G. sibirica* Heer, *G. Huttoni* Sternb. sp. in der arktischen Region Nordeuropas und Asiens, Nordamerika, ferner in Südrussland, Dschungarei, Indien (?), Viktoria usw., z. T. auch anatomisch bekannt, dann mit überwältigen Spaltöffnungen und Sekretsäcken. — Weniger deutlich sind die Spaltöffnungs-papillen bei *G. Obrytchevi* Seward aus Ostasien, mit deutlich  $2 \times 2$ -teiligen Blättern. — *G. obovata* Nathorst, eine abweichende, zu *Ginkgodium* neigende Form. — Noch im Wealden ist *G. pluripartita* Schimp. sp. recht häufig, dann nehmen die Arten schnell ab und sind in Oberer Kreide und Tertiär nur noch spärlich vorhanden. — Allerdings findet sich noch im Pliocän von Frankfurt a. M. *G. adiantoides* Ung. sp., von Depape, Compt. Rend. 157 (1913) 957 direkt zu *G. biloba* gestellt, der lebenden Art sehr ähnlich. Das Vorkommen dieser in Ostasien stellt also ein Relikt einer noch im Tertiär zirkumpolar verbreiteten Sippe dar.

**Balera** F. Braun, Beitr. Petref. Kde. VI (1843) 20 (*Jeanpaulia* Unger). Blatt-spreite stark geteilt, fächerförmig, mit parallelen Adern, Lappen schmal, oft haarfein, aber durch Übergänge mit *Ginkgo* verbunden. (Vgl. Lundquist, Geol. Fören. Förh. 40, 1918, 491 über *B. minuta* Nath.) Vorherrschend in älteren Schichten.

Im Rotliegenden, z. B. *B. Raymondi* Ren., Perm von Autun, auch in Thüringen. — *B. virginica* Font. et White, in Nordamerika im Kupferschiefer. — *B. digitata* Brongn. sp., im Jura schon seltener als *Ginkgo* — die letzten Formen in der Unteren Kreide (*B. Brauniata* [Dunk.] Brongn.). — Auch zu *B.* hat man Blütenreste gezogen, z. B. zu *B. furcata* Heer (Leuthard, in Mem. Soc. Pal. Suisse XXX [1903] 7), aus dem Keuper von Basel und *B. Münsteriana* Presl. sp. aus dem Lias. Die ♂ Blüten vom Bau der *Stachyopitys*- oder *Discostrobus*-Formen mit zahlreichen, spiralförmig stehenden Stämmen mit zahlreichen (meist mehr als 6) quirlig angeordneten Pollensäcken. ♀ Blüten mit mehreren Samen an einer verzweigten Achse. — Großblättrige Arten sind: *B. spectabilis* Nathorst (Rhät von Schonen), *B. lunensis* (Stur) Kräusel (Keuper von Lunz), diese auch anatomisch bekannt, vom Bau der *Ginkgo biloba* (vgl. Kräusel, Jahrb. Preuß. Geol. L. A. f. 1920 [1921] 192). — *B. stormbergensis* Seward, Rhät von Südafrika. — *B. Simmondsi* (Shirley) Seward, Australien. — Eine Art mit haarfeinen Lappen, daher oft mit *Trichopitys* verwechselt, ist *B. Lindleyana* Schimp. sp. — *B. pulchella* Heer, oft nur zweiteilig. (Weitere Arten bei Seward, Foss. Pl. 4 [1919] 38 u. f.)

Fossilien, deren Zugehörigkeit zu den Ginkgophyten ± wahrscheinlich ist.

**Czakanowskia** Heer, Fl. foss. arct. 4, Nr. 2 (1877) 65. — Blätter mehrmals gabelig geteilt mit schmalen, fast pfriemenförmigen Abschnitten, diese wenig auseinander sprei-

zend, wie bei *Ginkgo* an Kurztrieben mit Hochblättern an der Basis. ♂ Blüte mit nur 1 Pollensack (?).

Wenige, typische Arten im Rhät und Jura, wohl auch noch Kreide (*Cz. rigida* Heer).

**Ginkgodium** Yokoyama, Journ. Coll. Sc. III (1889) 56. — Blätter ungeteilt, breit lanzettlich, am Gipfel gestutzt, in der Mitte mit einer ± tief gehenden Einbuchtung, am Grunde verjüngt und gestielt, paralleladrig.

*G. Nathorsti* Yokoyama im Jura Japans, vielleicht auch in Südrussland.

**Eretmophyllum** Thomas, Proc. Cambr. Phil. Soc. XVII (1913) 256. — Blätter ungeteilt, ruderförmig, länglich elliptisch, gestielt, mit lockeren, zuweilen gegabelten parallelen Adern, Sekretschlüche und Spaltöffnungen wie bei *Ginkgo*.

*E. pubescens* Thomas im Jura von Yorkshire, ähnliche Blätter im Jura von Afghanistan.

**Phoenicopsis** Heer, Fl. foss. arct. 4, Nr. 2 (1876) 49. — Blätter lang-lineal, am Grunde wenig verschmälert, zu mehreren büschelförmig an Kurztrieben, an deren Grund Hochblätter; Adern parallel, ohne Anastomosen (einzelnd daher leicht mit *Desmiophyllum* Lesq. zu verwechseln).

Mehrere schwer trennbare Arten im Jura des Amurlandes, Sibiriens und Norwegens, ähnliche Blätter aus Gebieten mit *Glossopteris*-Flora (Seward, Foss. Pl. 4 [1919] 69), vielleicht auch in der Kreide von Mähren.

**Torellia** Heer, Fl. foss. arct. 2 Nr. 3 (1871) 44 (*Feildenia* Heer). — Blätter steif, gerade, gestielt, längsadrig, am Gipfel gerundet, einzeln spiraling am Zweige sitzend, bei einer Art vielleicht zweispaltig.

Kreide und Tertiär von Spitzbergen und Grinnellland (Nathorst, Geol. Foren. Föhr. 41, 1919, 239, 246).

**Rhipidopsis** Schmalhausen, Mém. Ac. Pétersb. (7) 27 (1879) 50. — Blätter handförmig geteilt, die mittleren Abschnitte am größten, bis 30 cm lang, gestielt, mit parallelen gegabelten Adern, meist tiefer gelappt als bei *Psygmatophyllum*.

Mehrere Arten aus unteren Gondwanaschichten von Ostindien, Argentinien usw., auch in Nordrussland.

**Psygmatophyllum** Schimper, Traité Pal. vég. 2 (1870) 192 (+ *Ginkophyllum* Saporta). — Blätter groß, keilförmig oder handförmig gelappt, ungestielt, einzeln spiraling der Achse angeheftet, Gipfel breit, abgestutzt, ± palmat gelappt, Adern fein, dichotom radialstrahlig.

*P. Kolderupi* Nathorst, schon an der Grenze von Mittel- und Oberdevon (Norwegen), *P. Kiltorkense* Johnson (= *Kiltorkensis* Johns.) im Oberdevon von Irland. — Formen mit schwächer geteilten, also cordaitenähnlichen Blättern, im Karbon, *P. labellatum* (Lindl. et Hutt.) Arb., ähnliche Blätter noch im Rhät (vgl. Seward, Foss. Pl. 4 [1919] 79 u. f.).

### Z u d e n G i n k o p h y t e n g e s t e l l t e F o s s i l i e n , d e r e n S t e l l u n g ± z w e i f e l h a f t i s t .

Im Anschluß hieran seien noch einige Pflanzen erwähnt, deren Beziehung zu den Ginkgophyten noch sehr unsicher oder unwahrscheinlich ist.

**Saporteia** Fontaine et White, Permian Flora (1880) 99. — Blätter groß, handförmig gelappt, gestielt, mit breitem Blattgrund, von dem feine, parallele, gegabelte Nerven ausgehen.

Sehr isolierter Typus aus dem Perm von Pennsylvanien.

**Dicranophyllum** Grand'Eury, Compt. Rend. 80 (1875) 1021. — Achsen mit spiraling angeordneten Blättern, die beim Abfallen an *Lepidodendron* erinnernde kleine Blattpolster hinterlassen. Blätter mehrfach gegabelt, mit lang linealen Abschnitten, die fertilen (vielleicht waren alle fertil?) im unteren Teile mit 2 Reihen eiförmiger Samen.

Mehrere Arten im Permokarbon (vielleicht auch schon früher) von Frankreich, Deutschland, Nordamerika usw. (vgl. Seward, Foss. Pl. 4 [1919] 94 u. f.).

**Schützia** Geinitz, N. Jahrb. Min. (1863) 525 (incl. *Dictyothalamus* Göpp.). — Blütenstände mit zweizeiligen, gegliederten Achsen und schopfartigen Blüten, die nach Schuster (Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien 120 [1911] 1125) Sporen enthalten.

Perm, auch Kulm, von Deutschland und Schottland, vielleicht zu den *Cordaitales* gehörend.

**Trichopitys** Saporta, Compt. Rend. 80 (1875) 1020. — Sprosse mit fein zerschlitzten

Blättern, in deren Achsel fertile Blätter, diese schmal, einfach gefiedert, am Ende der Fiedern mit je 1 Samen.

1 Art im Perm von Lodève (Jurassische, hierhergestellte Formen dürften eher zu *Baiera* gehören).

**Sewardia** Zeiller, vgl. **Seward**, Foss. Pl. 4 (1919) Nr. 4. — Stachlige Achsen mit radialstrahligen Blättern.

Die Stellung dieser Fossile erscheint ganz unsicher.

Das gilt auch von ähnlichen Blättern aus dem Permokarbon, die Zalesky (Mém. Com. Geol. Pétersb. N. S. 86 [1912] 28) als *Ginkgopsis*, *Nephropsis*, *Glottophyllum* bezeichnet hat. Sie sind von älteren Autoren zumeist sehr voreilig als *Ginkgo* usw. beschrieben worden.

**Whittlesey** Newberry, Ann. of Sc. 1 (1854) 116 (vgl. **Seward**, Foss. Pl. 3 [1917] 128). — Blätter kurz gestielt, schaufelförmig, Vorderrand gezähnt, mit parallelen Adern; z. T. auf 1 Seite mit Sporen in Längszeilen.

Als *W. fertilis* beschreibt Kidston sackartige, aus 2 getrennten Spreitenteilen bestehende Organe, deren eine Seite mit Sporen bedeckt ist. Danach scheint ginkgoide Verwandtschaft ausgeschlossen; man könnte eher noch an Cycadophyten denken.

## 5. Klasse Cordaitales.

### Cordaitaceae

Von

**R. Kräusel.**

Mit 4 Figuren.

*Cordaitaceae* Engl., in E. P. 1. Aufl. II. 1 (1887) 26.

Wichtigste Literatur: *Grand'Eury*, Flore Carbon, Département Loire et du Centre de la France, Paris 1877. — *Renault*, Structure comparée de quelques tiges etc., Nouv. Archiv. Museum, 2. Serie, II (1879). — *Derselbe*, Bassin Houiller et Permien d'Autun et d'Épinac, Flore Fossile 2 (Paris 1896). — *Derselbe*, in Comptes rendus 140 (1905) 995. — *Scott*, Studies in fossil botany, 2. u. 3. Aufl. (1909 bzw. 1923). — *Zeiller*, Quelques plantes fossiles des Lower Gondwanas, Mem. Geol. Surv. India, N. S., II, 1 (1902). — *Seward*, Fossil plants, Vol. III, S. 219 ff. — *Stopes*, Leaf-Structure of Cordaites, New Phytol. II (1903) 91. — *Bertrand*, C. F., Bourg. fém. des Cord. (1911). — *Feistmantel*, Foss. Fl. Gondwana System 1—3 (1879/80). — Außerdem die Darstellungen in den Lehrbüchern von *Potonié-Gothan*, *Solms-Laubach*, *Zeiller*.

Die Cordaiten (genannt nach dem Botaniker *Corda*) sind (meist?) ausgestorbene Bäume von einem für Gymnospermen recht fremdartigen Aussehen. Man kennt von ihnen Wurzeln, Stämme, Blätter und Blüten, z. T. auch Samen, und zwar nicht nur in Form inkohlter Abdrücke, sondern auch echt versteinert, d. h. mit erhaltenener Innenstruktur. Somit gehören sie zu den am vollständigsten bekannten Fossilien. Sie sind namentlich von *Grand'Eury* und *Renault* untersucht worden, denen die zentral-französische Kohlenformation reiches Material lieferte. Hier, bei Autun, Grand-Croix usw. liegen ihre Blätter nach *Solms-Laubach* (Einleit. S. 108) »in Masse schichtenweise gerade so übereinander wie die nassen Buchenblätter am Boden unserer Laubwälder.«

**Merkmale.** Die Cordaiten waren ± hohe Bäume mit angeblich schwach entwickeltem Wurzelsystem, mit ± glatten, erst im oberen Teil unregelmäßig verzweigtem Stamm, mit großem Mark und sekundärem Holzzuwachs. Die Blätter sind monokotyledonenartig, d. h. ± lang und bandförmig bis schmal grasartig und werden von ± parallelen, zuweilen dichotom gegabelten Längsadern ohne Querverbindungen durchzogen. Sie saßen spiralig angeordnet an den jüngeren Zweigen, beim Abfallen große, quergestellte Narben hinterlassend, dazwischen die getrenntgeschlechtlichen Blütenstände, ziemlich dicke Stiele mit zweizeilig angeordneten Blüten (Kätzchen). Die ♂ Blüten besitzen eine ziemlich dicke Achse mit Hochblättern, zwischen ihnen stehen oben die Stam., die mehrere (3—6) längsgestreckte Staubbeutel tragen. Die ♀, äußerlich ähnlich aussehenden Kätzchen tragen,

ebenfalls zwischen Hochblättern, eine Anzahl einzelner, endständiger Samenanlagen. Die Samen sind nur in einigen Fällen besser bekannt, besitzen eine Pollenkammer und erinnern an die Samen der Cycadeen und vieler Pteridospermen (siehe diese S. 32).

Diese Merkmale gelten für die besser bekannten Cordaiten im engeren Sinne, auf die auch im Folgenden besonders Bezug genommen ist. Außer ihnen rechnet man dazu eine Anzahl ± abweichender, bzw. weniger gut bekannter Gymnospermen, die z. T. bisher nur in Stämmen oder Blättern vorliegen. Mindestens einige von ihnen dürften sich später als Glieder eigener Familien erweisen.

#### Vegetationsorgane und Sproßverhältnisse.

Der Stamm. Die unterhalb der Krone bis 30 m hohen, schlanken Stämme finden sich häufig im Karbon und Perm, oft in verkieelter Form und bestehen aus Mark, Holz und Rinde. Das mächtige, bis 10 cm im Durchmesser breite Mark ist ähnlich wie bei manchen Juglandaceen, Euphorbiaceen u. a. gefächert, d. h. von scheibenförmigen Hohlräumen durchquert (Fig. 105 A). Bei der Fossilisation faulten die Markkerne häufig heraus und sekundäre Ausfüllung ergab dann die sehr charakteristischen, als *Artisia* Sternb. (*Sternbergia* Artis) beschriebenen, mit Querriefen versehenen Marksteinkerne, die sich namentlich bei kohlig erhaltenen Stücken finden (Williamson, Mem. Manchester Soc. s. II [1851] 9). Oft werden sie dann noch von einer dicken, aus dem Holzkörper hervorgegangen Kohlenrinde umgeben. Das Primärholz (die Markscheide) besteht aus einer recht breiten Anfangszone aus Ring-, Spiral-, später auch Treppen- und Tüpfeltracheiden. Dem bei den Cordaiten im engeren Sinne stets zentrifugalen, sonst mitunter auch zentripetalen sekundären Holzkörper fehlen fast immer Zuwachszenen (Jahresringe), er besteht aus radialen, von parenchymatischen Markstrahlen durchzogenen Tracheidenreihen, entspricht also im Bau dem Holze einer Conifere. Dies gilt im besondern für die Araucarieen, indem wie bei diesen die auf die radiale Tracheidenwand beschränkten Hoftüpfel sich oben und unten gegenseitig abplatten oder, wenn mehrere Reihen vorhanden sind, hexagonal sind (araucarioide Tüpfelung, Fig. 105 B).

Derartige Holzkörper finden sich sehr häufig isoliert (*Dadoxylon* Endl., *Araucarites* Göpp., *Araucarijoxylon* Kraus, *Cordaxylon* Grand'Eury, *Cordaoxylon* Schenk). Sie werden am besten als *Dadoxylon* bezeichnet, da man ohne sonstige Kenntnisse über ihre Zugehörigkeit nichts aussagen kann, denn neben den Cordaiten besitzen auch andere paläozoische Gymnospermen (*Walchia*, *Pityeae* und andere Pteridospermen) araucarioides Holz. Selbst die Kenntnis des Markes berechtigt zu der Bezeichnung *Cordaoxylon* nicht ohne weiteres, da wir gefächertes Mark auch bei anderen Gymnospermen (*Mesoxylon*, *Pityeae*, *Megaloxylon*) finden, die jedenfalls mit den Cordaiten nicht in ein und dieselbe Familie gestellt werden können. Die Mehrzahl der Hölzer mit *Artisia*-Mark dürften allerdings echten Cordaiten angehören. Die Rinde besteht aus radial angeordneten Siebröhren, Parenchym und Bastfasern. An jüngeren Ästen zeigt sie dem Cambium zunächst eine

Über den Habitus s. oben.

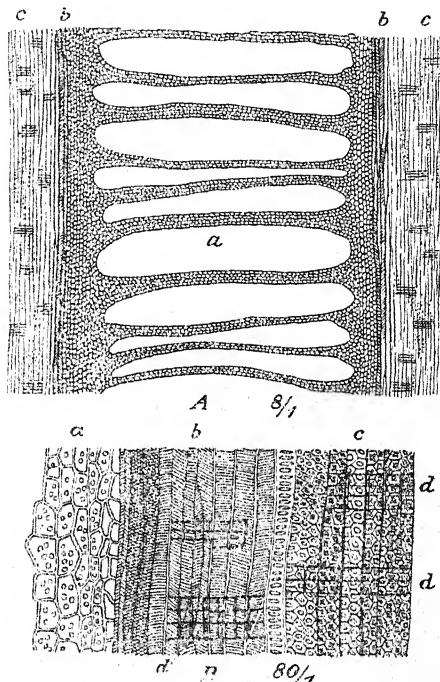


Fig. 105. A Längsschnitt durch einen jungen jungen Cordaites-Zweig, 8/1. a Lücken zwischen den Diaphragmen des Marks, b Primärholz, c Sekundärholz. B Desgleichen, 80/1. a Getüpfelte Markzellen, b Primärholz aus Spiral- und Treppentracheiden, c Sekundärholz aus Tracheiden mit „araucarioiden“ Hoftüpfeln, d Markstrahlen. (Nach Renault, Nouv. Arch. Mus. Paris 2. s. II, Taf. 15.)

Bastzone, hierauf eine dünnwandige Zellschicht mit Sekretgängen, dann eine Lage von Meristem und endlich eine peripherische Parenchymsschicht, in der sich wiederum Sekretgänge, sowie tief einwärts dringende, subepidermale Sklerenchymstränge finden (*Sparganum*-, *Dictyoxylon*-Struktur), wie solche zahlreichen paläozoischen Stämmen und Blattstielen eigentümlich sind. Die ältere Rinde (*Cordaiphloios*) zeigt aus dem Meristem hervorgegangene Zonen von Tracheiden mit tangentialem Hoftüpfeln, die mit dünnwandigen Zell-Lagen wechsellagern. Borkenbildung ist beobachtet, ihre Entwicklung aber noch unklar.

Die Wurzeln (*Rhizo-Cordaites* Grand'Eury) bestehen aus einem diarchen oder tetrarchen Primärholz aus Spiral- und Treppentracheiden, einem starken sekundären Holzkörper aus Tüpfeltracheiden, Rindenparenchym und Periderm, die dicke Rinde läßt also

2 Zonen unterscheiden. Diese marklosen Wurzeln sind zuerst als *Amyelon radicans* Williamson beschrieben worden. Osborn fand (Ann. of Bot. XXIII [1909] 603) in der inneren Rinde kurzer Seitenwurzeln mit Pilzhyphen erfüllte Zellen, was als endotrophe Mykorrhiza gedeutet worden ist.

Die Blätter findet man von allen Teilen der Pflanze am häufigsten, auf sie wurde zunächst der Name *Cordaites* Ung. angewandt. Sie finden sich zahlreich in Form kohlinger Abdrücke, die Dolomitknollen des Karbons wie die pflanzenführenden Kiesel des Rotliegenden zeigen sie auch mit erhaltenen Struktur. Zwei cm bis 1 m lang, bis 20 cm breit, bald bandförmig, bald lineal bis spatelförmig, an Grund und Gipfel allmählich verschmäler oder auch ± gestutzt, sind sie oft dick, lederartig und werden durch die zahl-

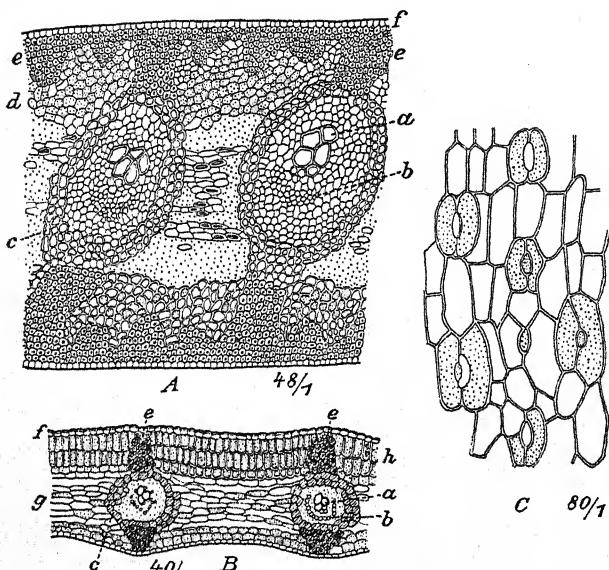


Fig. 106. A Querschnitt des Blattes von *Cordaites* sp. (wohl *Angulosistratus* Grand'Eury, 48/1. B Desgleichen von *C. lingulatus* Grand'Eury. 40/1. a und b Holzteile der diploxylen Gefäßbündel, c Gefäßbündelscheide, d Mesophyll, e hypodermale Baststränge, f Epidermis, g Schwammparenchym, h Palissadenparenchym. C Untere Epidermis des Blattes von *C. crassus* B. R., 80/1. (Nach Renault, Nouv. Arch. Mus. Paris 2. s. II, Taf. 16.)

reichen parallelen, selten gegabelten Adern ohne Querverbindungen gekennzeichnet. Diese sind mitunter alle gleich fein, bei anderen Formen stehen zwischen stärkeren 1 bis mehrere (4, 5) feinere Nerven, die dann nicht Gefäßbündeln, sondern subepidermalen Baststrängen entsprechen (falsche Nerven). Sie sitzen dem Stamm mit dickem, konkav gewölbtem Grunde an.

Form und Aderung bieten die Möglichkeit, diese Blätter in drei Gruppen zu trennen, wobei man sich aber bewußt sein muß, daß es sich da nicht um eine rein natürliche Gruppierung handelt. Auch die Anatomie gestattet eine solche schon aus dem Grunde nicht, weil es noch nicht immer möglich ist, die anatomischen Typen mit bestimmten Abdrücken in Zusammenhang zu bringen. Ebensowenig kann man die isolierten Blätter von *Cordaites* und *Mesoxylon* voneinander trennen. Man unterscheidet also

1. *Cordaites* im engeren Sinne (*Eu-Cordaites* Grand'Eury), breitblättrige Formen mit größeren und feineren Adern dazwischen. Sie sind im mittleren Oberkarbon am häufigsten, z. B. *C. principalis* Germ., *C. borassifolius* Sternberg.
2. *Poa-Cordaites*, schmale, linealisch-stumpfe, bis 40 cm lange, an Grasblätter erinnernde Formen mit beinahe gleichstarken Nerven.

3. *Dory-Cordaites*, breitblättrig, bis 50 cm lang, lanzettlich zugespitzt mit stets gleich feinen Adern. Häufig besonders im oberen Oberkarbon und im Rotliegenden.

Die Anatomie der Blätter ist, wie die Querschnitte lehren, in Einzelheiten recht verschieden (Fig. 106). Man erkennt eine Anzahl Leitbündel, die, ein sehr wichtiges Merkmal, zwei Holzteile besitzen (*diploxyde* Bündel). Der der Achse zugedrehte Xylemteil ist großzellig, der andere, quer bogenförmige kleinlumig. Nach Stoops (New Phytol. II [1903]) verschwindet das zentrifugale Xylem in den Blattenden, dies und andere Einzelheiten erinnern an Cycadeen (*Zamia*). So liegt der Phloemteil nach außen, auch ein »Transfusionsgewebe« findet sich oft. Die Spaltöffnungen sind anscheinend auf die Unterseite beschränkt. Bei *C. angulosostriatus* Grand'Eury ist das Mesophyll wenig differenziert, während *C. principalis* Germar deutlich Palissaden- und

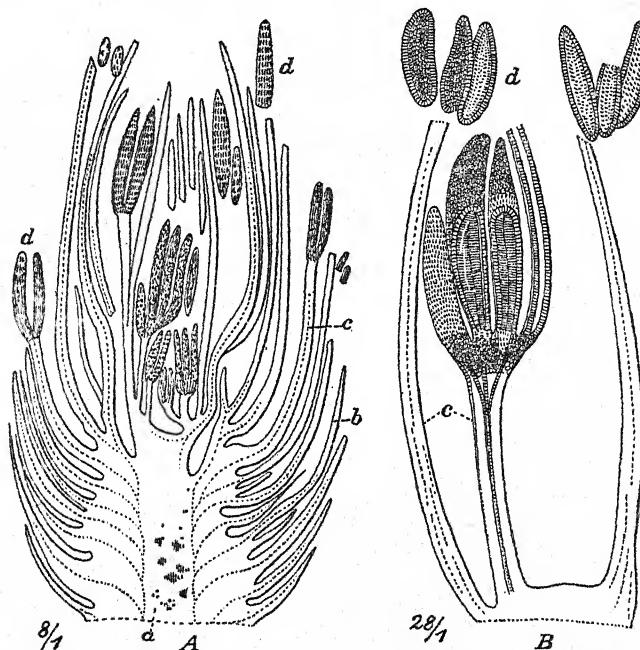


Fig. 107. A Längsschnitt von *Cordaianthus Penjoni* Ren., 8/1. a Achse, b sterile Brakteen, c Staubfäden, d Staubbeutel. B Mehrere Staubfäden, 28/1. (Nach Renault, Nouv. Arch. Mus. Paris 2. s. II, Taf. 16.)

Schwammparenchym erkennen lässt. *C. crassus* Renault war ein fleischiges Blatt. Lignier (Ann. Sc. nat. Bot. sér. 9 XVII [1913]) konnte an Blattknospen von *C. lingulatus* Ren. die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Blattgewebe untersuchen. Die Gefäßbündel werden oben und unten von Fasersträngen begleitet, die den Blättern eine hohe Biegungsfestigkeit gegeben haben müssen, zwischen ihnen liegen dann oft noch die feineren Stränge der »falschen Nerven«, die parallel dazu verlaufen. — Bei *C. Felicis* Benson (Ann. of Bot. XXVI [1912] 201) gehen diese aber von oben nach unten durch das ganze Blatt hindurch (ähnlich bei *C. Wedekindi* Felix, Untersuchungen üb. d. inn. Bau westfäl. Karbonpfl., Abb. Kgl. Preuß. Geol. Land.-Anst. 7 [1886]), Palissaden- und Schwammparenchym sind nicht streng gesondert, ein Transfusionsgewebe ist angedeutet. Diese Blätter dürften zu *Mesoxylo* gehören.

**Blüten- und Fruchtverhältnisse.** Abdrücke der Blüten finden sich nicht selten und zeigen dann eine längsstreifige Achse, die in zweizeiliger Anordnung kätzchenartige Knospen tragen, in denen die Blütenorgane sitzen. Sie sind getrenntgeschlechtlich, ♂ und ♀ sind aber äußerlich nur dann zu unterscheiden, wenn die reifen Samen bzw. die Staubfäden sichtbar sind. Bei *Cordaianthus Pitcairniae* Lindl. et Hutt. hängen die Samen an langen Fäden heraus. Solche Blüten werden als *Cordaianthus* Grand'Eury (*Antho-*

*lithus* Brongn. z. T.) bezeichnet, ihre Zusammengehörigkeit mit bestimmten Stämmen und Blättern ist in vielen Fällen noch nicht nachgewiesen. Es handelt sich also um ± eiförmige Ährchen, die in den Achseln der Blätter stehen und zahlreiche spiraling angeordnete Schuppen oder Hochblätter tragen. Die meisten Aufklärungen über ihren Bau verdanken wir dem versteinerten Material von Grand-Croix, das von Renault untersucht worden ist. Die nackten ♂ Blüten (Fig. 107) stehen zwischen den Hochblättern und bestehen

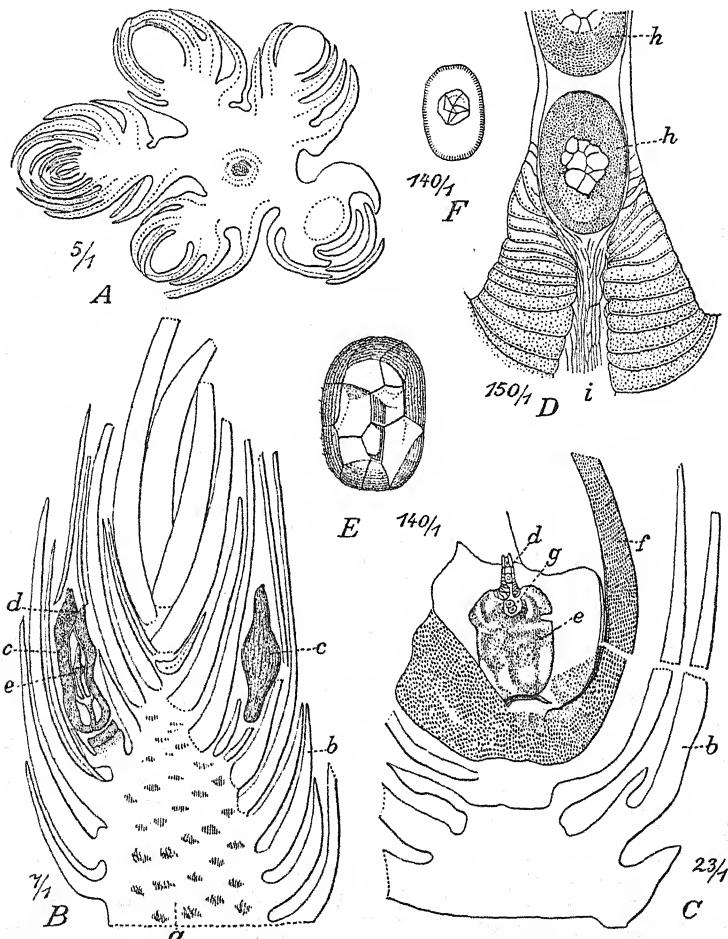


Fig. 108. A Achsenquerschnitt von *Cordaitanthus subglomeratus*, etwa 5/1. B Längsschnitt von *C. Williami* R. B. 7/1. a Achse des Zapfens, b Brakteen, c einzelne ♀ Blüte, d Mikropyle, e Reste des Nucellus, C Längsschnitt von *C. Grand'Euryi* R. B., 23/1. f Äußere Samenschale, g Pollenkammer, darin zwei Pollenkörper. D Desgleichen, oberer Teil des Nucellus, 150/1. Darin zwei mehrzellige Pollenkörper, k, i Eingang zur Pollenkammer. E Reifes, F unreifes Pollenkorn, 140/1. (Nach Renault, Nouv. Arch. Mus. Paris 2. s. II, Taf. 17.)

aus 1, 2-4 Stam. mit 3-4, nach Solms-Laubach sogar 5-6 aufrechten Pollensäcken (Mikrosporangien), die sich oft durch einen Längsriß öffnen. Der fadenförmige Teil wird von einem Gefäßbündel durchzogen, das nach jedem Beutel einen Zweig sendet. Sie lassen sich somit den Staubfäden der Ginkgoaceen an die Seite stellen, wo rezent 2, bei fossilen Formen aber mehr (meist 6) Staubbeutel an einem Filament sitzen. Solms-Laubach (Einl. S. 116) hält jedes der hier als Staubfäden aufgefaßten Organe für eine ♂ Blüte, so daß jeder »Pollensack« also ein Staubgefäß darstellt, woraus dann eine gewisse Homologie mit den Blütenverhältnissen der Gnetaceen sich ergeben würde. Die

andere Auffassung ist aber jedenfalls einfacher. (Mehr darüber bei Scott, Studies II, 3. Aufl. [1923] 293 u. f.) Das ♀ Kätzchen ist dem ♂ äußerlich fast gleich (Fig. 108), aber nur in den Achseln einiger Hochblätter sitzen einzeln die orthotropen Samenanlagen am Ende eines kleinen Stielchens, das selbst wiederum einige Brakteen trägt. Bei der Reife ist der Stiel dann oft verlängert (siehe oben). Man wird dieses Gebilde am besten als einfachen Zapfen mit achselständigen, allerdings zum großen Teil völlig verkümmerten Samenanlagen (zur Reife gelangt auch von den noch vorhandenen wohl meist nur eine) und nicht als Blütenstand auffassen, wodurch eine gewisse Ähnlichkeit mit den Koniferenzapfen gegeben ist. (Auch hier gehen aber die Ansichten auseinander.) Die sehr oft herzförmige Samenanlage wird von einem Integument umgeben, dessen äußerer Teil später fleischig, der innere dagegen hart wird (Sarkotesta und Sklerotesta), also ähnlich wie bei *Ginkgo* und vielen Cycadeen. Nach Renault handelt es sich um 2 Integumente (*Diplotesta* Brongn.), die morphologische Deutung ist also ebensowenig wie für *Ginkgo* usw. einheitlich. Stets zeigen die Samenanlagen am oberen Ende eine Pollenkammer, die Mikropyle ist zuweilen, z. B. bei *C. Grand'Euryi* Ren., sehr lang.

Die Pollenkörner (Fig. 108 E, F) sind bis 0,5 mm groß, ellipsoidal und enthalten im Innern oft ein großzelliges (prothallöses?) Gewebe. Anscheinend wachsen sie noch nach der Bestäubung, wie aus den Größenverhältnissen der oft noch in der Mikropyle gefundenen Körner hervorgeht. Pollenschlauchbildung hat man hier nie beobachtet, dies spricht dafür, daß die Befruchtung durch Spermatozoiden erfolgte, wie Renault auf Grund des Baues des Innengewebes schon 1896 vermutete, also noch ehe sie für *Ginkgo* und Cycadeen entdeckt waren.

Die Samen sind eiförmig, sehr oft auch herzförmig, meist sind nur die Kerne mit der inneren harten Schale erhalten. Solche isolierte Samen sind im Karbon sehr häufig, solange man sie aber restlos zu den Cordaiten rechnete (Pflanzenfam. I. Aufl. II, 1, S. 26), stand ihre Mannigfaltigkeit in auffallendem Gegensatz zu der sonstigen Einförmigkeit der Gruppe. Heute wissen wir, daß ein sehr großer Teil dieser Samen zu den Pteridospermen gehört, und da die Entscheidung in den meisten Fällen noch nicht sicher möglich ist, sind diese Samen im Zusammenhang bei den Pteridospermen behandelt worden. In einigen Fällen ist aber die Zugehörigkeit zu den Cordaiten erwiesen bzw. sehr wahrscheinlich. Die Samen sind dann meist herzförmig (*Cardiocarpus* H. B. Geinitz), zuweilen flach eiförmig und schwach geflügelt (*Samaropsis* Göpp.). Weitere »Gattungen« sind auf den verschiedenen Gefäßbündelverlauf begründet worden, so *Cycadincarpus* Ren. et Bertr., *Diplotesta* u. a. — *Mitrospermum compressum* (Williams.) Arb. gehört vielleicht zu *Mesoxyylon multirame* Scott u. Maslen. Die Samen enthalten stets einen Nucellus, ein Embryo ist darin nie beobachtet worden. Er hat sich wohl erst nach dem Abfallen der Samen entwickelt.

**Verbreitung.** Die Cordaiten, namentlich ihre Blätter, gehören zu den häufigsten Fossilien des Karbons und scheinen in manchen Ablagerungen an Zahl alle übrigen Pflanzen zu übertreffen. Die Gruppe findet sich schon im Kulm, ist im unteren Oberkarbon noch selten, um dann im oberen Oberkarbon schnell große Häufigkeit zu erlangen, die auch noch durch das Rotliegende anhält. Ob einige araucarioid gebaute Hölzer aus präkarbonischen Ablagerungen, sowie gewisse Blätter aus jüngeren Schichten (Trias, Rhaet u. a.) auch noch dazu gehören, ist zumindest noch zweifelhaft (vgl. S. 120). Sicher nachgewiesen sind sie vor allem im Karbon und Perm von Europa, Nordamerika und China, im Perm Russlands und Sibiriens, sowie im Permokarbon (Untere Gondwanaschichten) von Indien, Australien, Südafrika und Südamerika.

**Verwandtschaft.** Die Cordaiten sind echte Gymnospermen mit so viel eigenartigen Merkmalen, daß sie zu keiner anderen Familie gestellt werden können. Manche Züge lassen Verwandtschaft mit Ginkgoaceen und Cycadeen, andererseits mit den Pteridospermen erkennen. Zu letzteren bildet *Poroxylon* einen deutlichen Übergang. Man kann an diese Gattung die *Pityaceae* anschließen (vielfach werden diese noch zu den Cordaiten gerechnet, z. B. bei Scott, Studies II, 3. Aufl. [1923]), die aber mit gleichem Recht zu den Pteridospermen gestellt werden könnten und *Lyginodendron* nahe stehen. Auch der Bau der Samen weist in diese Richtung. Das große Mark, der Bau der Blattbündel ist cycadeoid. Die ♂ Blüten erinnern an *Ginkgo*, die ♀ dagegen an Coniferen; das gilt auch für die sekundären Holzkörper. Sahn i weist auf Einzelheiten des Samenbaues hin

(Ann. of Bot. XXXIV [1920] 117), die an die Taxaceen erinnern. Solange aber über die Morphologie der Blütenorgane keine richtige Klarheit herrscht, bleiben diese Vergleiche unsicher. Am schwächsten sind die Vergleiche mit den Gnetaceen begründet.

Phylogenetisch wird man also *Cordaitales* und Pteridospermen von einer gemeinsamen Wurzel ableiten, zu der dann auch die Ginkgoaceen nahe Beziehungen besitzen.

**Einteilung der Gruppe.** Ursprünglich waren vor allem die Blätter der echten Cordaiten bekannt, auf die im besonderen die Bezeichnung *Cordaites* angewandt wurde. Als man die übrigen Teile der Pflanze kennen lernte, war es nicht möglich, sie in Zusammenhang miteinander zu bringen, es wurden daher besondere Hilfsgattungen eingeführt, auf die ebenso wie auf die künstliche Gruppierung der Blattformen oben bereits hingewiesen worden ist (*Cordacladus*, *Poa-Cordaites* usw.). Heute ist die Zusammengehörigkeit in vielen Fällen noch unklar, jene Namen müssen also jetzt noch Verwendung finden.

Neben *Cordaites* im engeren Sinne kennen wir eine Anzahl von Formen, die zwar den Cordaiten unverkennbar nahe stehen, aber doch in manchen Einzelheiten abweichen. Sie werden hier vorläufig noch alle zu einer Familie vereinigt, schon jetzt läßt sich aber sagen, daß sich später die Unterscheidung mehrerer Familien als notwendig erweisen wird, die dann die Reihe der *Cordaitales* bilden würden.

Versucht man die ganze Gruppe natürlich zu gliedern, soweit das bei der zum Teil noch unvollständigen Kenntnis möglich ist, so ergibt sich folgende

#### Einteilung.

- A. Stämme ohne zentripetales Holz, Mark gefächert, Blattbündel diploxyl. Adern nicht oder nur selten gegabelt, Aderung sehr fein, oft feinere zwischen größeren Adern. Blüten getrenntgeschlechtig, in zweizeiligen Ähren . . . . . *Cordaitoideae*.
- B. Stämme mit zentripetalem Holz und zentrifugalem Sekundärzuwachs in den Blattspuren, Mark, Blätter und Blüten soweit bekannt, cordaitoid . . . . . *Mesoxylloideae*.
- C. Stämme und Blätter mit zentrifugalem und zentripetalem Holz . . . . . *Poroxyloideae*.
- D. Blätter mit häufigen Adergabelungen und lockerer Aderung. Stämme mit Zentripetalholz (?) . . . . . *Noeggerathiopsidoideae*.

#### Unterfamilie I. *Cordaitoideae*.

*Cordaites* Ung. Gen. et Spec. (1850) 27. (*Pycnophyllum* Brongn.).

Untergattung I. *Eucordaites* Grand'Eury. Breitblättrig mit Zwischennerven, am häufigsten in mittleren Oberkarbon, z. B. — *C. principalis* (Germ.) von Wettin u. a. — *C. borassifolius* Sternb. u. a.

Untergattung II. *Poacordaites* Grand'Eury. Blätter schmal, grasähnlich. — *C. microstachys* Goldenberg, Karbon von Deutschland, England, Frankreich.

Untergattung III. *Dorycordaites* Grand'Eury. Blätter groß, ohne Zwischennerven. — *C. palmaeformis* (Göpp.), Oberkarbon und Perm.

*Artisia* Sternberg. Marksteinkerne. — *Dadoxylon* Endlicher. Sekundärholz. — *Cordaianthus* Grand'Eury. Blütenorgane.

Die Strukturbietenden Stücke (Stämme, Blätter, Blüten, Samen) sind meist unter besonderem Namen beschrieben und zum Teil bereits im allgemeinen Teil erwähnt worden.

*Phylladoderma* Zalessky, Bull. Soc. Oural. Am. Sc. Nat. XXXIII (1913) 24. — Perm des Petschorabeckens, mit spärlicher Aderung.

*Rhiptozamites* Schmalhausen. Mém. Acad. Pétersb. (7) 27 (1879) 29. — Perm des Kuzneckbeckens, an *Noeggerathiopsis* erinnernd und wahrscheinlich zu dieser Gattung gehörend.

#### Unterfamilie II. *Mesoxylloideae*.

*Mesoxylon* Scott. et. Maslen, Ann. of Bot. XXIV (1910) 236.

Wichtigste spezielle Literatur: Scott a. Maslen in Ann. of Bot. XXIV, (1910), Ann. of Bot. XXV (1911) 881. — Scott, *M. Lomaxii* und *poroxyloides*, ebenda S. 1011; *M. multirame*, ebenda XXXII (1918) 437; Fertil shoots usw. ebenda XXXIII (1919) 1. —

Diese bisher nur in einigen Arten aus den englischen Torfdolomiten und dem Donezbecken (sie findet sich aber sicher auch im Karbon Deutschlands) bekannt gewordene Gattung zeigt im allgemeinen den Bau der Cordaiten, besitzt aber ein schwaches Zentripetal-

holz im Stamm, das eine Art Markkrone bildet. Der Zentrifugalteil der Blattspuren zeigt Sekundärzuwachs. Stämme meist kleiner als bei *Cordaites*, sekundäre Markstrahlen einreihig, die Tracheiden bei *M. multirame* mit Tangentialtüpfeln, in der Rinde Sekretgänge und -lücken. — Die als *Cordaites Felicis* Benson beschriebenen Blätter gehören vielleicht zu *Mesoxylon*. Mehrfach sind Achselsprosse beobachtet, die bei *M. multirame* als fertile Organe gedeutet werden.

**Mesoxylopsis** Scott, Ann. of Bot. XXXIII (1919) 17. — *M. Arberae* Scott unterscheidet sich von der vorigen Gattung durch das kleinere Mark und die von Beginn an einheitlichen Blattspurstränge. Knospen zeigen cordaitoide Blätter.

**Parapitys** Zalessky, Mém. Com. Géol. Petersb. N. S. 68 (1911) 28. Oberkarbon von Halifax. Nur eine Art (*Dadoxylon Spenceri* Scott, Studies 2. Aufl. II. [1909] 188) mit pentagonalem Mark, zeigt wie die folgenden manche an Pteridospermen erinnernde Züge, Blattspur doppelt.

**Caenoxylon** Zalessky, Etud. paléobot. I. (1911) 13. — Perm (?) des Urals mit großem Mark, starkem, endarchem Primärholz und Jahresringen, Blattspur doppelt.

**Mesopitys** Zalessky, Mém. Com. Géol. Pét. N. S. 68 (1911) 1 (*Araucarites Tschischatcheffi* Göpp.). — Dem vorigen ähnlich, vielleicht noch mit schwachem Zentripetalholz, Mark mit Nestern sklerotischer Zellen, Blattspur doppelt.

**Metacordaites** Renault, Soc. Hist. Nat. Autun (1896). — Permokarbon von Autun, Mark dicht, mit großen Sekretgängen am Rande, Sekundärholz cordaitoid, radiale Tracheidentüpfel aber nur 1-reihig, Blattbündel zusammengesetzt; zeigt vielleicht Anklänge an Coniferen.

**Hapaloxyton** Renault, Bass. houill. Fl. foss. II, 360, I. — Das große Mark des eigenartigen, als *H. Rochei* Ren. aus dem Perm von Autun beschriebenen Stammes ist cordaitoid; das Holz erinnert an das Schwimmholz von *Herminiera* oder *Aeschynomene* und besteht nur am Rande des Markes aus wenigen Reihen von Spiral- und Tüpfeltracheiden, auf die eine breite Zone länglich rechteckiger ungetüpfelter Zellen folgt; Markstrahlen einreihig, Phloem breit, Periderm außen mit schmalen Blattnarben, Wurzel triarch, mit Sekundärzuwachs.

Die *Pityeae*, die hier angeschlossen werden könnten (vgl. Scott, Studies II, 3 Aufl. [1923] 254), z. B. *Pitys* Witham, *Archaeopitys* Scott et Jeffrey, *Callixylon* Zalessky (Oberdevon!), siehe S. 120.

### Unterfamilie III. Poroxyloideae.

**Poroxyton** Renault, Tiges usw. (1879) 272.

Wichtigste spezielle Literatur: C. E. Bertrand, Rech. s. l. Poroxylons, Mém. Soc. Belge Microsc. XIII (1889). — Renault, Tiges de la flore carbonifère (1879; in Comptes rendus 88 und 91, (1879—1880). — Bertrand und Renault, Rech. s. l. Poroxylons, Arch. bot. Nord de la France II (1882) 243. — Renault, Sur Métacordaita, Soc. d'Hist. nat. d'Autun (1896) 279. —

Schlanke, Stämme mit Mark, zentripetalem Primärholz (eine Markkrone bildend) und zentrifugalem Sekundärholz, vom Kambium und Phloem umgeben, in der primären Rinde Sekretgänge, die äußere mit *Sparganum*-Struktur. Auch die Blätter mit zentrifugalem und zentripetalem Xylem, (diploxy), mit parallelen Nerven. Vereinigt Merkmale der Pteridospermen mit solchen der Cordaiten.

Wenige Arten, vor allem nach den Bau des Phloems unterschieden, im französischen Permokarbon.

### Unterfamilie IV. Noeggerathiopsidoideae.

**Noeggerathiopsis** Feistmantel, Foss. Fl. Gondwana System 3, Tl. 1 (1879) 23.

Wichtigste spezielle Literatur: Feistmantel, Foss. Fl. Gondw. Syst. 1—3 (1879) 80. — Zalessky, in Mém. com. géol. Petersb. N. S. 86 (1912).

Bei dieser Gattung handelt es sich um Blätter, deren eigentliche Heimat die Gondwanagebiete sind (*Glossopterisflora*). Sie kommen daher in unserer permokarbonischen Flora nicht vor. Es sind bald größere, bald kleinere, lanzettliche, oft mehr spatelförmige Blätter, deren Adern häufiger gegabelt sind als bei *Cordaites*. Zwischenadern fehlen meist, werden in einigen Fällen aber angegeben. Größere Blätter, bei denen Verzweigungen weniger zahlreich sind, haben mit Cordaitenblättern starke Ähnlichkeit. Damit zusammengefundene Samen von *Cardiocarpus*-Charakter deuten darauf hin, daß eine Verwandt-

schaft mit den Cordaiten besteht. Wie eng diese indes ist, wissen wir nicht, da die sonstigen Teile der Pflanze, also Stamm, Blüten, Markkörper unbekannt sind.

*N. Hislopi* Feistm. ist eines der allerhäufigsten Fossilien der unteren und mittleren Gondwanaschichten. Ähnliche Blätter finden sich lokal noch in Rät und Lias aus Gegenenden, wo ältere Gondwanafloren nicht bekannt sind, so in Tonkin und Mexiko (Wieland), z. T. mit *Glossopteris*.

**Cordaitenähnliche Blätter, meist mesozoischen Alters, von unsicherer systematischer Stellung.**

*Titanophyllum* Renault, Commentry (1888) 622. — Bis 0,75 m lange und 0,25 m breite, paralleladrigre Blätter mit zerschlitztem Vorderrand, dicken Baststrängen an der Oberseite und zahlreichen Spaltöffnungen an der Unterseite. Permokarbon von Commentry.

*Desmophyllum* Lesq., Proc. Am. Phil. Soc. 17 (1878) 322 (*Yuccites* Schimp. — *Pelourdea* Seward. — *Eolirion* Schenk, [Untere Kreide der Karpathen]. — *Kranneria* Velenovsky, [Kreide von Böhmen]. — *Bambusium* Heer. — *Clathrophyllum* Heer, [Keuper von Basel]. — *Phyllotenia* Saalfeld [Jura]).

Vom Buntsandstein bis zur Kreide, selbst noch in Tertiär finden sich häufig paralleladrigre Blätter, die abgesehen von dem Fehlen der Zwischennerven, sehr an Cordaiten erinnern und oft mit diesen in Beziehung gesetzt worden sind. Sie sind schwer voneinander zu unterscheiden und werden am besten vorläufig zu einem provisorischen Sammeltypus vereinigt. Solange man über die übrigen Teile der Pflanzen nichts weiß, bleibt ihre Stellung unklar. Gymnospermen sind es jedenfalls.

*Yuccites vogesicus* (Buntsandstein) mit Blättern, die wie bei *Cordaites* spiraling am Stamm saßen.

## Pityaceae

von

**R. Kräusel.**

**Literatur:** siehe bei *Cordaitaceae*, besonders Gordon in Scott, Studies 2, 3. Aufl. (1923) 254 f. — Ferner Scott, Extinct plants a. prob. of Evolution (1924). — Witham, Intern. Struct. Foss. veget. (1833) 3. — Göppert, Revision in Arb. Bot. Centralbl. 5/6 (1881). — Scott, Paleozoic stems, Transact Edinb. XL, 2 (1902). — Scott und Jeffrey in Phil. Trans. R. Soc. B. 205 (1914) 345. — Zalessky in Bull. Acad. Imp. Sc. St.-Petersb. (1909), 1175, und Mém. Com. Géol. 68 (1911) 28. — Elkins und Wieland in Am. Journ. Sc. 38 (1914).

Hohe Bäume mit breitem Mark und Sekundärholz aus araucarioid getüpfelten Tracheiden (Tangentialtüpfel zum Teil vorh.) und breiten Markstrahlen sowie (immer?) nadelförmigen Blättern; fertile Organe unbekannt.

*Pitys* Witham, Int. Struct. (1833) 71 — (*Pitus* Witham. — *Pissadendron* Endl. — *Archaeopitys* Scott und Jeffrey). — Am Rande des Markes, aber von dem Sekundärholz durch einige parenchymatische Zellreihen getrennt, zahlreiche kleine mesarche Primärbündel, ebensolche im Mark unregelmäßig zerstreut. Erstere treten als Blattspurstränge nach außen. Wenige Arten im Unter-Karbon Englands. — *P. primaeva* Witham (der »Craigleith-tree«), unterschieden durch die Breite der Markstrahlen. — *P. Dayi* Gordon (Scott, Studies 2, [3. Aufl. 1923] 256) mit fleischigen nadelartigen Blättern mit 3 Gefäßbündeln. — Hierher auch *Archaeopitys* Scott und Jeffrey (Unteres Karbon Nordamerika).

*Callixylon* Zalessky, Mém. Com. Géol. Pét. N. S. 68 (1911) 29. — Primärbündel nur am Markrande, mit dem Sekundärholz zusammenhängend, Markstrahl meist 1-reihig, radiale Tracheidentüpfel an bestimmten Zonen beschränkt, Tangentialtüpfel vorhanden. Oberkarbon des Donetzbeckens, vielleicht auch Nordamerikas.

**Verwandtschaft.** Die *Pityaceae* wurden früher meist in enge Beziehung zu den *Cordaitaceae* gebracht, mit denen sie in der Stammanatomie übereinstimmen. *Poroxyylon* und *Mesoxylon* stellen gewissermaßen Übergangsformen dar. Manche Züge erinnern auch an Pteridospermen. Die nadelförmlichen Blätter, die Gordon für *P. Dayi* nachgewiesen hat, erweitern die Kluft zwischen den *P.* und *Cordaitaceae*. Gordon vergleicht sie mit den Nadeln bei *Araucaria*. So lange wir die fertilen Organe nicht kennen, bleibt die Stellung der *Pityaceae* unsicher.

## 6. Klasse Coniferae\*)

von

R. Pilger.

Mit 107 Figuren.

Allgemeine Literatur über die Coniferae: Aylmer Bourke Lambert, *A description of the Genus Pinus*, illustrated with figures, directions relative to the cultivation, and remarks on the uses of the several species. Folio, 46 T. (1808); 2. Aufl. in 3 Bd. Folio, 96 T. (1828–37); 3. Aufl. in 2 Bd. Groß 8°, 81 T. (1832). — Mirbel, *Essai sur la distribution géographique des Conifères*, in *Mém. Mus. Hist. Nat. Paris XIII* (1825) 28–76. — L. C. Richard, *Commentatio Botanica de Coniferae et Cycadeis. Opus Posthumum ab Achille Richard perfectum et in lucem editum*. 212 S., 29. T. (1826). — J. C. Loudon, *Arboretum et Fruticetum Britannicum* (Vol. IV [1838] enthält die Coniferen). — Siebold und Zuccarini, *Flora Japonica II* (enthält größtentheils Gymnospermen, T. 101–140; S. 1–44 und T. 101–127 erschienen 1842, der Rest 1870, von Miquel herausgegeben). — St. Endlicher, *Synopsis Coniferarum*. 368 S. (1847). — E. A. Carrrière, *Traité général des Conifères*. 656 S. (Paris 1855); *Nouv. édit.* 910 S. (1867). — G. Gordon, *The Pinetum*. 353 S. (1858); *New ed.* 484 S. (1880). — A. Ph. Parlatore, *Coniferae*, in *DC. Prodri. XVI* (1864) 361–521. — J. B. Henkel und W. Hochstetter, *Synopsis der Nadelhölzer*. 446 S. (1865). — Senilis (Nelson), *Pinaceae. Being a handbook of the Firs and Pines*. XIX + 223 S. (London 1866). — E. Strasburger, *Die Coniferen und die Gnetaceen*. 442 S. *Atlas mit 26 T.* (Jena 1872). — K. Koch, *Dendrologie II*, 2 (1873) 83–325. — G. Bentham, in *Bentham et Hooker f.*, *Genera Plantarum III* (1880) 420–442. — J. Veitch, *A manual of the Coniferae* (1881); *Veitch's manual of the Coniferae*, a new and greatly enlarged edition by Adolphus H. Kent. 562 S. (1900). — M. T. Masters, *On the Conifers of Japan*, in *Journ. Linn. Soc. XVIII* (1881) 473–524, T. 19–20; *Review of some points in the comparative morphology, anatomy and life-history of the Coniferae*, I. c. XXVII (1890) 226–332; *Notes on the genera of Taxaceae and Coniferae*, I. c. XXX (1893) 1–42. — A. W. Eichler, in *Engler-Prantl, Nat. Pfl. Fam. II. 1* (1887). — M. Willkomm, *Forstl. Flora von Deutschland und Österreich*. 2. Aufl. (1887) 52–282. — G. Hempel und K. Wilhelm, *Die Bäume und Sträucher des Waldes I* (Wien 1889). — H. Mayr, *Monographie der Abietineen des Japanischen Reiches*. 104 S. 7 T. (1890); *Die Waldungen von Nordamerika*. 448 S., 12 T. (München 1890); *Fremdländische Wald- und Parkbäume für Europa*. 622 S., 20 T. (Berlin 1906). — L. Beissner, *Handbuch der Nadelholzkunde*. 576 S. (1891); 2. Aufl. 742 S. (1909). — P. A. Dangeard, *Recherches sur les plantules des Conifères*, in *Le Botaniste III* (1892) 126–204, T. 13–17. — *Report of the Conifer Conference*, in *Journ. Hortic. Soc. London XIV* (1892). — E. Koehne, *Deutsche Dendrologie* (1893) 2–55. — O. Penzig, *Pflanzen-Teratologie II* (1894) 485–514; 2. Aufl. III (1922) 476–617. — Ch. Sprague Sargent, *The Silva of North America X* (1896) 55–154, T. 512–537 (*Taxac., Cupressac., Taxodiac.*); XI (1897), T. 538–592 (*Pinus*); XII (1898), T. 593–620 (*Pinaceae excl. Pinus*); *Manual of the trees of North America* (1905) 1–101. — P. Ascherson und P. Graebner, *Synopsis der mitteleuropäischen Flora I* (1897) 178–255; 2. Aufl. I (1913) 262–394. — C. Freiherr von Tubeuf, *Die Nadelhölzer mit besonderer Berücksichtigung der in Mitteleuropa winterharten Arten*. 184 S. (1897). — O. Kirchner, E. Loew, C. Schröter, *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas I. 1*. (1906) 57–333. — F. W. Neger, *Die Nadelhölzer (Koniferen) und übrigen Gymnospermen*, in *Sammlung Göschen Nr. 355*. 185 S. (1907). — F. Vierhapper, *Entwurf eines neuen Systems der Coniferen*, in *Abh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien V* (1910) Heft 4. 56 S. — R. Hickel, *Graines et plantules des Conifères*, in *Bull. Soc. Dendr. France* (1911) 13–115, 184–204. — J. M. Coulter and Ch. J. Chamberlain, *Morphology of Gymnosperms*. 458 S. (1910); 2. Aufl. (1917). — W. Patschke: *Über die extratropischen ostasiatischen Coniferen und ihre Bedeutung für die pflanzengeographische Gliederung Ostasiens*, in *Engl. Bot. Jahrb. XLVIII* (1912) 626–776. — E. Graf Silva Tarouca, *Unsere Freiland-Nadelhölzer* 310 S. (1913); 2. Aufl. (von Tarouca und C. Schneider, 1923). — E. H. Wilson, *The Conifers and Taxads of Japan*. Public. Arnold Arbor. Nr. 8, 91 S., 59 T. (1916). — L. H. Bailey, *The Standard Cyclopedia of Horticulture*. 3. Ed. (New York 1919), 6 Bände; *The cultivated evergreens* (New York 1923). — W. Dallimore and A. Bruce Jackson, A

\*) Da bisher fast stets die Coniferen als eine Familie betrachtet und dementsprechend zusammenhängend bearbeitet worden sind, soll im Folgenden, damit der geschichtlichen Entwicklung in der Erforschung der Gruppe besser Rechnung getragen werden kann, ein allgemeiner Abschnitt der Darstellung der einzelnen Familien vorausgehen. Dieser enthält die Aufzählung der wichtigsten, auf die ganze Klasse sich beziehenden Literatur, einen Abschnitt über die Phylogenie und Systematik sowie einen solchen über die Verbreitung der *Coniferae*; der letztere ist wie in der 1. Auflage von A. Engler bearbeitet worden.

handbook of *Coniferae* including *Ginkgoaceae*. XL + 570 S. (New York and London 1923). — Zu vergleichen ferner zahlreiche Aufsätze besonders in »The Gardener's Chronicle«, »Mitteilungen (Jahrbuch) der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft«, »Bulletin de la Société dendrologique de France.«

## Phylogenie und Systematik der Coniferae

von

R. Pilger.

Wichtigste Literatur: Robert Brown, Character and description of *Kingia*, a new genus of plants found on the Southwest Coast of New Holland: with observations on the structure of its unimpregnated ovulum; and on the female flower of *Cycadeae* and *Coniferue*. In: Narrative of a survey of the intertropical and western coasts of Australia, performed between the years 1818 and 1822. By Captain Philip P. King, London (1827). Vol. II, Appendix B. Botany, p. 534—565. — Desgl. in Ann. Sc. Nat. VIII (1826) 211—244: Sur la structure de l'ovule antérieurement à l'im-prégnation dans les plantes phanérogames, et sur la fleur femelle des Cycadées et des Conifères. Par M. Robert Brown. Extrait de l'Appendice botanique du Voyage à la Nouvelle-Hollande, exécuté pendant les années 1818 à 1822 par le capitaine King. — Desgl. in: Robert Brown's Verm. Botan. Schriften, übersetzt von C. G. Nees von Esenbeck IV (1830) 75—121. — Robert Brown, Sur la pluralité et le développement des embryons dans les graines des Conifères, in Ann. Sc. Nat. 2 sér. XX (1843) 193—199, T. 5\*. — H. von Mohl, Über die männlichen Blüthen der Coniferen (Dissert. vom Jahr 1837. Mit Zusätzen), Verm. Schriften botan. Inhalts (1845) 45—61. — R. Caspary, De *Abietinearum* Carr. floris feminei structura morphologica. Königsberg (1860), Abdruck in Ann. Sc. Nat. 4. sér. XIV (1860) 200—209. — H. Baillon, Recherches organogéniques sur la fleur femelle des Conifères, in Adansonia I (1860) 1—16, T. 1—2; Nouvelles recherches sur la fleur femelle des Conifères, I. c. V (1864) 1—16. — A. Dickson, Mémoires sur la fleur des Conifères, in Adansonia II (1861) 65—80 (Freie Übertragung von drei Mitteilungen an die Botan. Ges. Edinburgh 1860—61). — Ph. Parlatore, Note sur une monstruosité des cônes de l'*Abies Brunoniana* Wallich, in Ann. Sc. Nat. 4. sér. XVI (1862) 215—217, T. 18 A; Studi organografici sui frutti e sui fiori delle Conifere. Opusc. botan. 1864. — A. W. Eichler, Excursus morphologicus de formatione florum Gymnospermamarum. Martii Fl. Brasil. IV. 1 (1863) 435—452, Abdruck in Ann. Sc. Nat. 4. sér. XIX (1863) 257—285; Sind die Coniferen gymnosperm oder nicht?, in Flora LVI (1873) 241—247, 260—272; Über die weiblichen Blüthen der Coniferen, in Monatsber. Kgl. Akad. Wissensch. Berlin, Nov. 1881, 32 S., 1 T.; Über Bildungsabweichungen bei Fichtenzapfen, in Sitz-Ber. Kgl. Akad. Wissensch. Berlin (1882) 40—57, T. 1. — A. S. Oersted, Bidrag til Naletræernes Morphologi, in Kopenh. Vidensk. Meddeleser (1864). — J. Sachs, Lehrbuch der Botanik (1868) 425—428, desgl. 4. Aufl. (1874). — Ph. van Tieghem, Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées, in Ann. Sc. Nat. 5. sér. X (1869) 269—304, T. 13—16. — G. Sperk, Die Lehre von der Gymnospermie im Pflanzenreiche, in Mém. Acad. St. Pétersb. 7 sér. XIII Nr. 6 (1869). — E. Strasburger, Die Coniferen und die Gnetae (Jena 1872); Sind die Coniferen Gymnospermen oder nicht?, in Flora LVI (1873) 369—377; Die Angiospermen und die Gymnospermen (Jena 1879). — G. Stenzel, Beobachtungen an durchwachsenen Fichtenzapfen. Ein Beitrag zur Morphologie der Nadelhölzer, in Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol. Deutschen Akad. d. Naturforscher XXXVIII Nr. 3 (1876) 291—340, T. 12—15. — L. Čelakovský, Zur Gymnospermie der Coniferen, in Flora LXII (1879) 257—264, 273—283; Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen, in Abh. Kgl. Böhm. Ges. Wissensch. VI. Folge XI (1882), 62 S., 1 T.; Über Herrn A. W. Eichler's Entgegnung auf meine Kritik seiner Ansicht von der Fruchtschuppe der Abietineen, in Sitz.-Ber. Kgl. Böhm. Ges. Wissensch. (1882), 15 S.; Die Gymnospermen. Eine morphologisch-phylogenetische Studie; in Abh. Kgl. Böhm. Ges. Wissensch. VII. Folge IV (1890), 148 S. (Autorreferat in Engl. Bot. Jahrb. XII, Literaturber. 66—76); Nachtrag zu meiner Schrift über die Gymnospermen, in Engl. Bot. Jahrb. XXIV (1897) 202—231; Neue Beiträge zum Verständnis der Fruchtschuppe der Coniferen, in Pringsh. Jahrb. wissensch. Bot. XXXV (1900) 407—448, T. 10—11. — M. Willkomm, Zur Morphologie der samentragenden Schuppe des Abietineenzapfens, in Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol. Deutschen Akad. d. Naturforscher XLI, Pars II Nr. 5 (1880) 331—344, T. 32. — J. Velenovský, Zur Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen, in Flora LXXI (1888) 516—521, T. 11; Einige Be-

\*) Es heißt dort: »Lu à la réunion de l'Association britannique à Edinbourg, en aout 1834.« Ce Mémoire, resté inédit jusqu'à ce jour, et dont il n'avait été publié qu'un extrait assez court dans le compte rendu de cette réunion de l'Association britannique... est imprimé ici textuellement... Le manuscript anglais et les dessins nous ont été communiqués par l'auteur pendant son séjour à Paris (Redacteurs). Über den »Report of the fourth meeting of the British association for the advancement of science. London, 1835, p. 596« vgl. Ann. Sc. Nat. 2. sér. III (1836) 379—380.

merkungen zur Morphologie der Gymnospermen, in Beih. Bot. Centralbl. XIV (1903) 127—133; Vergleichende Morphologie der Pflanzen III (1910) 750—767. — O. Penzig, Pflanzen-Teratologie II (1894) 485—493; 2. Aufl. III (1922) 476—486. — K. Schumann, Über die weiblichen Blüten der Coniferen, in Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg XLIV (1902) 5—80. — K. v. Spiess, *Ginkgo*, *Cephalotaxus* und die Taxaceen. Eine phylogenetische Studie, in Ost. Bot. Zeitschr. LII (1902) 432, 469, LIII (1903) 1. — Ch. E. Bessey, The morphology of the Pine cone, in Bot. Gaz. XXXIII (1902) 157—159. — J. M. Coulter and W. J. G. Land, Gametophytes and embryo of *Torreya taxifolia*, in Bot. Gaz. XXXIX (1905) 161—178. — R. B. Thomson, The megasporophyll of *Saxegothaea* and *Microcachrys*, in Bot. Gaz. XXXXVII (1909) 345—354, T. 22—25. — A. Tison, Sur le *Saxe-Gothaea conspicua* Lindl., in Mém. Soc. Linn. Normandie XXIII (1909) 137—160, T. 9—10. — R. Greenleaf Leavitt, A vegetative mutant, and the principle of homoeosis in plants, in Bot. Gaz. XXXXVII (1909) 30—68. — Stephanie Herzfeld, Zur Morphologie der Fruchtschuppe von *Larix decidua* Mill., in Sitz.-Ber. Kais. Akad. Wissensch. Wien, Math.-naturw. Klasse CXVIII, Abt. I (1909), 31 S., 1 T.; Die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte von *Cryptomeria japonica* Don, l. c. CXIX (1910), 18 S., 3 T.; Die weibliche Koniferenblüte, in Öst. Bot. Ztschr. (1914) 321—358, T. 10. — R. Pilger, Die Morphologie des weiblichen Blüten-sprößchens von *Taxus*, in Engl. Bot. Jahrb. XXXXII (1909) 241—250; Kritische Übersicht über die neuere Literatur betreffend die Familie der Taxaceae, l. c. LIV (1916) 1—43. — K. Vierhapper, Entwurf eines neuen Systems der Coniferen, in Abh. K. K. Zool.-Botan. Ges. Wien V. Heft 4 (1910), 56 S. — J. P. Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte, III. 1 (1911) 1—286. — W. T. Paxton, The classification of Conifers, in New Phytologist XII (1913) 242—262. — C. Mez und K. Gohlke, Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Verwandtschaften der Angiospermen, in Cohn-Rosen, Beitr. zur Biologie der Pflanzen XII (1914) 155—180. — R. Chodat, Sur la valeur morphologique de l'écaillle dans le cône du *Pinus Laricio*, in Bull. Soc. Bot. de Genève VII (1915) Nr. 3. — L. Lancelot Burlingame, The origin and relationships of the Araucarians, in Bot. Gaz. LX (1915) 1—26, 89—114. — R. Kräuse, Die Bedeutung der Anatomie lebender und fossiler Hölzer für die Phylogenie der Coniferen, in Naturw. Wochenschr. XXXII Nr. 23 (1917) 305—311. — K. Kirstein, Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der *Gymnospermae*. Dissert. Königsberg (1918) 70 S., in gekürzter Form abgedruckt in Bot. Archiv II (1922) 57—79. Vgl. ferner: C. Mez und K. Kirstein, Sero-diagnostische Untersuchungen über die Gruppe der *Gymnospermae*, in Cohn-Rosen, Beitr. zur Biologie der Pflanzen XIV (1920) 145—148 (kurzes Referat). — Birbal Sahni, On the structure and affinities of *Acmopyle Pancheri*, Pilger, in Phil. Trans. Roy. Soc. London, Series B, CCX (1920) 253—310. — H. R. M. De Haan, Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. Dissert. Groningen (1920), auch abgedruckt in Réc. Trav. Bot. Néerl. XVII (1920). — A. W. Dupler, Ovuliferous structures of *Taxus canadensis*, in Bot. Gaz. LXIX (1920) 492—520. — J. T. Buchholz, Embryo development and polyembryony in relation to the phylogeny of Conifers, in Amer. Journ. of Bot. VII (1920) 125—145. — W. Eckhold, Die Hofftüpfel bei rezenten und fossilen Coniferen, in Jahrb. Preuß. Geol. Landesanstalt XLII, Heft 1 (1922). — K. Goebel, Organographie der Pflanzen 2. Aufl. III. 2. Die Blütenbildung der Samenpflanzen (1923) 1510—1529. — R. v. Wettstein, Handbuch der Systematischen Botanik 3. Aufl. (1928) 412—414. — Fritz Gutmann, Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *Archegoniatae*, in Botan. Archiv VI (1924) 421—457. —

Von welchen ausgestorbenen oder rezenten Gruppen des Pflanzenreiches leiten sich die Coniferen ab? Wie sind ihre phylogenetischen Beziehungen zu den anderen Gymnospermen-Klassen? Welche Coniferen-Formen sind primitiver, welche fortgeschritten? In welchen verwandtschaftlichen Beziehungen stehen die einzelnen Gruppen der Coniferen untereinander, und wie ist dementsprechend ihre natürliche Anordnung? Eine weitschichtige Literatur ist über diese Fragen entstanden; es gibt keine andere Abteilung, über die so divergente Ansichten geäußert wurden. Immerhin ist bemerkenswert, daß in der älteren Literatur die Auffassung einer engeren Verwandtschaft der gesamten Formen vorherrscht: die Coniferen werden als eine Familie angesehen, sogar unter Einschluß von *Ginkgo*; das ist auch noch in der Bearbeitung durch Eichler in der ersten Auflage der Nat. Pfl. Fam. der Fall. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Auffassung in einem natürlichen System ohne Berechtigung ist; eine Betrachtung der gesamten Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Coniferen muß zu dem Schluß führen, daß ihr gemeinsamer Ursprung weit zurückliegt, daß sie getrennte Äste eines gymnospermen Stammes darstellen, die ihre eigene Entwicklung durchgemacht haben. So sind im Folgenden eine Reihe von Familien unterschieden worden, von denen die Taxodiaceen auch nicht als im engeren Sinne monophyletisch anzusehen sind. Die Gymnospermen sind den Angiospermen in der Erdgeschichte vorausgegangen; einzelne Gruppen haben an Umfang und

Areal eingebüßt, die Gattungen (z. B. bei den Taxodiaceen), deren Anschluß schwer zu erkennen ist, haben den Charakter von Reliktfarben, andere Gruppen sind noch heute auf der Höhe der Entwicklung, wie *Juniperus*. Es zeigt sich so, daß die Angiospermie an sich nicht von so weittragender biologischer Bedeutung ist, daß sie eine Zurückdrängung der Coniferen bedingte. Primitive Typen der Gymnospermen haben freistehende Samenanlagen; bei weiterer Entwicklung sind die Samenanlagen und Samen in mannigfacher und ganz eigenartiger Weise geschützt. Hierzu dient die Fruchtschuppe der Pinaceen; bei *Podocarpus* schlägt sich das Epimatium wie ein Mantel um die Samenanlage herum; bei den Cupressaceen sind die Samenanlagen zunächst zwischen den Carp. versteckt, die bald charakteristische Auswüchse erzeugen, die die heranwachsenden Samen einschließen; die Beerenfrucht von *Juniperus* und die Kapselfrucht von *Callitris* sind in biologischer Hinsicht den Früchten der Angiospermen gleichwertig. Die Gymnospermen sind hierin ihre eigenen Wege gegangen und zu hoher Differenzierung gelangt; es ist nicht denkbar, daß die Angiospermen von heutigen Coniferen-Typen abstammen. Die Angiospermie bedeutet vielmehr einen anderen Weg, auf dem die Sicherung der Bestäubung, sowie der Schutz und die Ernährung der Samenanlage erreicht wurde, und zwar ist es möglich, daß am Anfang der Entwicklung sowohl eingeschlechtliche wie zweigeschlechtliche Blüten stehen.

Zur Ermittelung der Phylogenie und der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Coniferen sind die Daten der Morphologie, Anatomie und Entwicklungsgeschichte herangezogen worden; besonderer Wert ist stets auf den Vergleich des ♀ Zapfens bei den verschiedenen Gruppen gelegt worden, dessen morphologische Natur von den Autoren ganz verschieden gedeutet wurde. Eine Darstellung und Kritik dieser Ansichten wird also zunächst erforderlich sein.

#### A. Die weibliche Blüte der Coniferen.

a) Gymnospermie. Soviel auch bis in die neueste Zeit die ♀ Coniferen-Blüte behandelt worden ist, so ist doch die Frage der Gymnospermie aus der Diskussion verschwunden. Allgemein werden die Coniferen als nacktsamig angesehen; sie besitzen ebenso wie die Cycadeen freistehende, dem Pollen direkt zugängliche Samenanlagen mit einem Integument. Doch darf man nicht glauben, daß die von Robert Brown begründete Lehre von der Gymnospermie widerspruchsflos aufgenommen wurde; sie fand bald ihre Gegner und ein halbes Jahrhundert lang wurde mit verschiedenen Gründen gegen sie zu Felde gezogen; noch 1872 schreibt Strasburger den Coniferen einen Fruchtknoten zu. Der erste Forscher, der die Ansicht äußerte, daß bei den Coniferen das Ovulum der Bestäubung zugänglich ist, war Targioni-Tozzetti 1810 (man vgl. darüber Strasburger 1872 p. 174). 1826 spricht R. Brown den Gedanken aus, daß das bisher als Fruchtknoten angesehene Ovulum der Cycadeen und Coniferen dem Ovulum der anderen Phanerogamen entspricht; seine Bemerkungen sind hier zunächst bei aller Klarheit sehr vorsichtig, später (1834), von der Richtigkeit seiner Lehre durchdrungen, äußert er ohne Zweifel, daß er zu beweisen gesucht habe, daß bei den Cycadeen und Coniferen das Ovulum zu keiner Zeit in einem Ovarium eingeschlossen ist, sondern direkt der Wirkung des Pollens ausgesetzt ist. Er fand bald vielseitige Zustimmung. A. Brongniart zog die systematische Folgerung, indem er (in Prodr. d'une Hist. des Végét. Fossiles [1828] p. V und 88) die Klasse Phanérogames Gymnospermes schuf, welcher Name hier zuerst auftritt. Er stellte sie zwischen die Cryptogamen und die Monocotylen, denen die Dicotylen folgen. Pag. 88 weist er auf R. Brown hin: »Il nous semble donc naturel d'en former une classe particulière, intermédiaire aux Cryptogames et aux véritables Phanérogames, caractérisée surtout par la structure de leurs organes reproducteurs, analogues à ceux des plantes phanérogames, mais dont les ovules sont nus, et reçoivent directement l'influence du fluide fécondant.« Die beiden Familien der Cycadeen und Coniferen werden unterschieden. Als *Gymnospermae* wird die Abteilung dann aufgenommen von Lindley, der sie aber zwischen die Dicotylen und Monocotylen stellt (Introd. to the Nat. Syst. of Botany [1830] 245; A Nat. Syst. of Botany, Sec. Ed. [1836] 310), von Nees von Esenbeck, Endlicher u. a.

Aber auch an gegenteiligen Ansichten fehlte es, wie erwähnt, nicht. So wandte sich schon A. Richard in der Comment. (1826) gegen die Lehre von R. Brown; er schrieb

der Coniferenblüte (dem Ovulum) einen Kelch (oder Perianth) und ein Pistill zu. Aus Gründen der Entwicklungsgeschichte trat Baillon (1860 und 1864) gegen die Gymnospermie auf; er wies nach, daß das sogenannte Integument nicht einheitlichen Ursprungs ist. Bei *Taxus* z. B. zeigen sich bei der Entstehung des »Integumentes« zunächst zwei kleine, hufeisenförmig gekrümmte Wülste, die sich dann vereinigen, um eine Art von horizontalem Ring zu bilden, der die Anlage eines Fruchtknotens darstellt. Das gleiche gilt auch für andere Coniferen. Die ♀ Blüte ist also nicht gymnosperm, sondern besitzt einen aus zwei Carpellen gebildeten Fruchtknoten ohne Blütenhülle, der eine orthotrope Samenanlage auf basilärer Plazenta enthält; die Samenanlage ist nackt, auf den Nucellus reduziert. Mit dieser Auffassung stimmt Strasburg (1872) im wesentlichen überein: »Die weiblichen Blüthen der Coniferen und Gnetaceen sind metamorphosierte Knospen.« »Die ganze Blüthe ist auf einen nackten Fruchtknoten reduziert, besonders differenzierte Blüthenhüllen wie bei den höheren Phanerogamen fehlen.« »Die einzige Hülle der Coniferenblüthe ist homolog der äußeren Hülle bei den Gnetaceen; die äussere Hülle der Gnetaceen der Fruchtknotenhülle der höheren Phanerogamen: sie ist also ein Fruchtknoten.« »Diese Fruchtknotenhülle umschließt bei Coniferen eine nackte Samenknappe . . .« »Die Fruchtknotenwandung wird in beiden Familien von zwei Carpellblättern gebildet. Diese treten getrennt auf, um sich bald mit ihren Rändern zu vereinigen; nur in seltenen Fällen sind sie von Anfang an verschmolzen.« Ebenso tritt Spörk (1869) gegen die Lehre von der Gymnospermie auf, der auch in seiner Arbeit eine Zusammenstellung der Ansichten der früheren Autoren gibt, die aber nicht in gleichem Maße wie die von Strasburg (1872) von kritischer Durcharbeitung zeugt. Die Arbeiten Baillons und Strasburgers geben A. W. Eichler (1873 und in den »Blütendiagrammen« 1875) Veranlassung zu kritischer Besprechung der Frage; er entscheidet sich ebenso wie Alexander Braun für die Gymnospermie, indem er den Argumenten der Gegner (besonders betreffs der Entstehung des Integumentes) keine Beweiskraft beimesse kann. Doch kann er (1875) »andererseits nicht umhin, zu bemerken, dass auch keine positiven Beweise für dieselbe (d. h. die Ovulartheorie) beigebracht wurden.« Das ist auch nach ihm nicht möglich, da es kein Kriterium eines Integumentes gibt. »Ob ein Gebilde Integument, Fruchtknoten oder Perigon ist, lässt sich nicht absolut entscheiden, falls die charakteristische Metamorphose fehlt und wo die gegenseitigen Stellungsverhältnisse, weil eben nur ein Organ da ist, nicht benutzt werden können; ein Zusammentreffen der Verhältnisse, wie es bei den Coniferen Statt hat.« So bleibt für die Stellungnahme Eichlers der Vergleich mit den Samenanlagen der Cycadeen maßgebend; daß er die ganze Frage aber auch 1875 (in den »Blütendiagrammen«) noch nicht für definitiv entschieden hält, geht aus seiner Bemerkung hervor, daß beide Theorien ihre schwachen Seiten haben, und aus dem »Vorschlag zur Verständigung«, nach dem man das kritische Organ der Coniferen weder als Ovulum, noch als Fruchtknoten betrachten soll, sondern »als ein Gebilde indifferenten, morphologisch noch nicht nach Angiospermentypus ausgeprägten Charakters, das aber die Fähigkeit hat, sich durch weitere Metamorphose einerseits zum entschiedenen Ovulum, andererseits zum typischen Fruchtknoten zu entwickeln.« Derartige Zweifel konnten bei Eichler nur so lange bestehen, als er trotz der Gymnospermie dem einzelnen Ovulum den Charakter einer Blüte zuschrieb (vgl. unten), während später, als er den Zapfen als Einzelblüte ansah (z. B. Nat. Pfl. Fam. 1. Aufl.), natürlich die Gymnospermie ausser Frage stand. So finden wir dort p. 45 die Beweisführung Baillons mit folgenden Worten zurückgewiesen: »Auf den Umstand, dass das Integument oft in Form zweier getrennter Läppchen angelegt wird, ist gar nichts zu geben; denn dadurch wird nicht bewiesen, dass es Blätter oder speziell Carpellblätter sind.« Diese Bemerkung ist sehr zutreffend; das anscheinend so wichtige Argument Baillons gegen die Gymnospermie aus der Entwicklungsgeschichte, das einzige, das gegen die so klare Übereinstimmung der morphologischen Natur der Samenanlagen bei Cycadeen und Coniferen geltend gemacht werden könnte, verliert jede Bedeutung, wenn man die Entstehung des Integumentes bei primitiven fossilen Samen berücksichtigt (\*), wo es deutlich zusammen gesetzter Natur ist. Auch bei den Cycadaceen (*Macrozamia*, *Ceratozamia*) und manchen Coniferen (*Taxus* usw.) ist die Zusammensetzung aus mehreren Einheiten noch durch Rippen

\*) Vgl. De Haan, Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments. Dissert. Groningen 1920.

bildung an der Steinschicht oder Läppchen an der Mikropyle angedeutet. Der morphologische Wert dieser Einheiten ist unsicher; das Integument ist eine neuerworbene Struktur der Samenpflanzen, das dem Indusium der Farne nicht homolog ist.

1879 erkennt auch Strasburger die Gymnospermie an: »Auf Grund der vorliegenden Untersuchungen bin ich zu dem Resultat gelangt, dass die von mir früher als Fruchtknoten bezeichneten Gebilde bei Coniferen und Gnetaceen nackte Eichen sind.« Seitdem ist, soviel ich sehe, die von Robert Brown zuerst begründete Lehre von der Gymnospermie der Coniferen keinen Einwendungen mehr begegnet.

b. Der Zapfen eine Blüte oder ein Blütenstand? Morphologische Bedeutung der Fruchtschuppe. Abgesehen von der Gymnospermie ist für die Morphologie der ♀ Coniferenblüte die wichtigste Frage die, ob der Zapfen der Coniferen ein Blütenzapfen ist, d. h. ob er eine einfache beblätterte Achse darstellt, oder ob er ein Blütenstand ist, d. h. eine Achse mit Deckblättern darstellt, in deren Achsel verkürzte sekundäre blütentragende Sprosse stehen. Mit anderen Worten: Sind die Deckschuppen (oder überhaupt die Zapfenschuppen) Carpelle oder Braktee? Wie aus dem systematischen Teil hervorgeht, neige ich der ersten Ansicht zu, die auch mehrfach von namhaften Morphologen vertreten worden ist, wenn auch nicht verkannt werden darf, daß für die Anschauung von der Blütenstandsnatur des Zapfens, die bis in die neueste Zeit von anderen Forschern vertreten wird, mancherlei gewichtige Gründe vorgebracht worden sind. Ist der Zapfen ein Blütenstand, so kann dann noch das Ovulum (bei Annahme von Gymnospermie) als Einzelblüte, als ein Gebilde mit eigener Achse, oder als Teil der ♀ Blüte, als carpellbürtig gedeutet werden.

#### a. Der Zapfen als Blütenstand.

##### I. Ältere Ansichten.

Betrachten wir zunächst die Geschichte der Entwicklung der Lehre von der Blütenstandsnatur des Zapfens. Ich will auf die älteren Anschauungen nicht überall näher eingehen; eine geeignete Zusammenstellung findet man bei Strasburger (1872). Selbstverständlich ist für die Autoren, die die Gymnospermie verwerfen und in der Samenanlage einen Fruchtknoten sehen (Parlatore, Baillon, Strasburger in seinen früheren Arbeiten), der Zapfen ein Blütenstand. So sind nach Baillon die Einzelblüten (Fruchtknoten) stets einer eigenen Achse inseriert. Die Fruchtschuppe der Pinaceen besteht aus den abgeflachten Blütenständen in der Achsel der Deckschuppe. Bei den Cupressaceen sitzen die Blüten in der Achsel der Schuppen; sind eine größere Zahl von axillären Einzelblüten (wie bei *Cupressus*) vorhanden, so liegt eine zusammengezogene Cyma vor, etwa vergleichbar dem axillären Blütenknäuel der Labiaten. Robert Browns Ansichten (1826) sind etwas unklar und auch verschieden gedeutet worden. R. Brown legt sich die Frage vor, ob die Ovula der Coniferen an einem modifizierten Blatt entstehen oder axenbürtig sind (proceed directly from the stem). Er entscheidet sich für das erstere. Bei *Cycas* ist ein am Rande Ovula tragendes Blatt vorhanden, *Zamia* und andere Gattungen zeigen klare Homologie »and from the spadix (= Fruchtblatt) of *Zamia* to the fruit-bearing squama of *Coniferae*, strictly so called, namely, of *Agathis* or *Dammara*, *Cunninghamia*, *Pinus*, and even *Araucaria*, the transition is not difficult.« Die Fruchtschuppe ist ihm also ein offenes Carpell. Dagegen wurde eingewandt, daß ein Blatt (Carpell) nicht in der Achsel eines anderen Blattes (Deckschuppe) stehen könne; Čelakovský (1882, p. 4) meint nun, daß Brown die Sachlage so aufgefaßt hat, daß die Fruchtschuppe ein einziges Blatt einer verkümmerten Achselknospe ist (wie später van Tieghem, vgl. weiter unten), denn »es lässt sich wohl annehmen, daß ein R. Brown auch schon soweit orientiert war, nicht unmittelbar ein Blatt im Blattwinkel anzunehmen.« Danach müßte der Zapfen ein Blütenstand sein. Anders referiert Eichler (Blütendiagramme p. 60) Browns Ansicht: R. Brown erklärte die ♀ Reproduktionsorgane der Coniferen »für nackte Samenknoten, ihre Hülle als Integument, die sie tragenden Schuppen als offene Fruchtblätter. Hiernach müßte in den meisten Fällen der ganze Zapfen als Einzelblüte betrachtet werden.«

Unter dem Gesichtspunkt, daß der Zapfen ein Blütenstand ist und bei Voraussetzung der Gymnospermie jede Samenanlage eine Einzelblüte repräsentiert, gibt Eichler in seinem *Excursus morphologicus* 1863 eine für alle Gruppen durchgeführte Deutung der

♀ Struktur. Seine Ableitung ist folgende: Nimmt man als sicher an, daß ein nacktes Ovulum vorliegt, so kann dann sein Ursprung auf dreierlei Art gedeutet werden. »Aut enim ortum trahit ex organo foliaceo (ut *Cycadeis*) et tamquam illius pars habeatur; aut (ut *Primulaceis*) e totius folii metamorphosi enititur; aut (ut *Gnetaceis*) ramuli summittatem effingit (vel quae eadem res est, per se ipsum totum sistit ramulum).« Die zweite Voraussetzung braucht nicht weiter geprüft zu werden, dagegen sprechen schon die deutlich mit terminaler Samenanlage versehenen Gattungen *Taxus* und *Torreya*. Gehen wir von der ersten Voraussetzung aus, daß die Samenanlage wenigstens bei einem Teil der Coniferen aus einem Blattorgan hervorgeht, das dann also Carpophyll genannt werden muß, so wäre die nächste Frage, ob es bei den Coniferen vorkommt, daß die ganze samenträgende Schuppe nur ein Carpid darstellt. Das wäre bei Cupressineen, Dacrydien, Podocarpeen, Araucarien der Fall. »Itaque apud *Cupressineas*, *Dacrydieas* aliasque invenies nonnunquam squamas in folia vulgaria transeuntes atque illarum evolutionem persecutus facile tibi persuadeas, revera illas esse mera et simplicia organa foliacea, woraus folgen würde, daß »amentum illud totum et unicum sistere florem femineum.« Das kann nun nicht der Fall sein bei den Formen mit doppelter Schuppe, wie den Abietineen, bei denen, wie sich besonders aus den Durchwachsungen ergibt (vgl. nächsten Abschnitt), der Zapfen ein Blütenstand ist. Bei *Taxus* und *Torreya* endlich muß jede Samenanlage eine Einzelblüte sein. Danach würden bei den Coniferen die Blüten von doppelter Natur und dreifacher Form sein. »Aliis ovulum e carpophyllo enascitur: itaque quando squamae ovuligerae revera simplices exstant, amentum totum flos est; ubi vero duplices, squama interior florem sistit atque amentum est inflorescentia; aliis contra ovulum refert apicem ramuli; itaque flos efformatur ovulo.«

Dem muß eine einheitliche Deutung gegenübergestellt werden. Überall bei den Coniferen »omnia organa foliacea ovula suffulcentia pro eorum bracteis neque unquam pro carpophyllis habenda sunt.« Bei den Cupressineen sind die Ovula (= Blüten) im ersten Grade axillär, bei *Taxus* und *Torreya* ebenso, doch von Brakteolen oder Vorblättern umgeben. Bei den Abietineen und überhaupt den Formen mit doppelter Schuppe ist die Fruchtschuppe aus zwei bis mehr unter sich und mit der Achse verwachsenen Blättern gebildet (vgl. nächsten Abschnitt), daher entspringen die Ovula aus der Achsel dieser verwachsenen Blätter.

Eichler gibt nach diesen Gesichtspunkten ein System der ♀ Coniferenblüte wie folgt:

- I. Ovula e foliorum frondosorum axillis.
  - a. bracteolata: *Taxus*, *Torreya*.
  - b. nuda (et pedunculata): *Salisburya*.
- II. Ovula e bractearum axillis (ubique nuda et sessilia vel subsessilia),
  - a. Bracteae (raro subsolitariae) in amentum simplex dispositae: *Taxaceae* (praeter genera supra indicata), *Cupressaceae*, *Araucarieae*.
    1. Ovula anatropa: *Podocarpeae*.
    2. Ovula orthotropa: *Dacrydieae*, *Phyllocladus*, *Cephalotaxus*, *Cupressaceae*, *Araucarieae*.
      - a. Ovula altius in squama posita indeque inversa: *Dacrydieae*, exceptis *Pherosphaera* et *Dacrydii* spec., *Araucarieae*.
      - b. Ovula ad basin squamae vel paulo supra illam posita et recta: *Pherosphaera*, *Dacrydii* spec., *Cephalotaxus*, *Phyllocladus*, *Cupressaceae*.
    - b. Amentum compositum, secundariis amentis squamiformibus (bracteis amenti secundarii cum axe et inter sese in squamam interiore connatis), bractea fultis.
      1. Ovula ad basin squamae collocata et erecta: *Taxodineae*.
      2. Ovula altius in squama collocata indeque inversa: *Cunninghamiaeae*, *Abietineae*.

Später hat Eichler seine Ansicht über die Natur der ♀ Blüte grundlegend geändert (vgl. unten).

## II. Die Erklärung des ♀ Zapfens auf Grund von Bildungs- abweichungen bei Pinaceen.

Bei mehreren Gattungen der Pinaceen ist es keine seltene Erscheinung, daß der Zapfen »durchwächst«, daß die Achse des Zapfens sich verlängert und zu einem nadel-

tragenden Zweig werden kann. Besonders in der Übergangsregion treten dann in der Achsel der Deckschuppe Gebilde auf, die Mitteldinge zwischen Fruchtschuppen und Knospen (resp. Zweiglein) darstellen. Aus diesen Verbildungen wurde geschlossen, daß die Fruchtschuppe einem Kurzzweig entspricht. Immer wieder stehen die Bildungsabweichungen als Hauptargument im Mittelpunkt der Diskussion, und es ist deshalb nötig, daß hier etwas ausführlicher auf die betreffenden Arbeiten eingegangen wird. Meist wird, wie gesagt, nur das Ende des Zapfens, resp. die Übergangsregion affiziert, *Parlatore* (1862) beschreibt aber schon den Fall, daß der ganze Zapfen von *Abies (Tsuga) Brunonianana* verbildet ist. In den betreffenden Zapfen sind fast alle Fruchtschuppen in Zweiglein verwandelt, die auch ausgebildete Nadelblätter tragen können. Wenn das Zweiglein wenig entwickelt ist, kürzer als die normale Fruchtschuppe, dann ist es fast noch von Fruchtschuppenform, nur einzelne Blättchen sind am oberen Rande zu unterscheiden; ist das Zweiglein länger als die normale Fruchtschuppe, so wächst die Zahl der sich absondernden Blättchen, die Fruchtschuppe verlängert sich und teilt sich in 2, 3 oder mehr Teile. Die Teilung kann dann bis zum Grunde gehen und an noch längeren Zweigen werden normale Blätter erzeugt. Aus diesen Tatsachen geht für *Parlatore* klar hervor, daß die Fruchtschuppe gänzlich zusammengesetzt ist aus Blättern, die untereinander vereint und zu Brakteolen verkürzt sind.

Sind für *Parlatore* die einzelnen ♀ Organe Fruchtknoten, die also Einzelblüten darstellen (ebenso wie es *Eichler* trotz Gymnospermie annimmt), so sehen andere Autoren, besonders auf Grund der Untersuchung von durchwachsenen Fichten- und Lärchenzapfen, in der Fruchtschuppe Carpellblätter mit einzelnen Samenanlagen enthalten. Der Zapfen ist dann natürlich auch ein Blütenstand. Diese Anschauung geht zurück auf *Alexander Braun*, von dem aber nur kurze Anmerkungen zu dieser Frage bekannt sind. *Mettenius* berichtet (*Alexander Brauns Leben* [1882] 335) von der Teilnahme Brauns am Congrès scientifique de France in Straßburg 1842: »Er hielt daselbst unter Vorzeigung von durchwachsenen Zapfen der Lärche (*Pinus Larix*) und von Abbildungen einen Vortrag über die Morphologie der männlichen und weiblichen Blüthen der Abietineen. Er weist nach, daß das männliche Kätzchen eine einzige, viele Staubblätter enthaltende Blüthe darstellt und zeigt, daß die Schuppen der weiblichen Blüthe in der Achsel von Brakteen stünden und gebildet seien von einem Zweig, dessen beide unterste Blätter, die zugleich Fruchtblätter sind, je ein Ovulum auf ihrer Rückseite tragen und zusammen scheinbar als ein Organ aufgewachsen sind.« *Mettenius* reproduziert auch l. c. den französischen Text des Kongreßberichtes, der ein kurzes Referat über den Vortrag bringt. In seiner Arbeit: Über Polyembryonie und Keimung von *Caelebogyne* (Abh. Kgl. Akad. Wissensch. Berlin 1860) macht *A. Braun* p. 243 ferner einige kurze Angaben: »In einigen Fällen bilden diese Fruchtschuppen zapfenförmige Blüthen, ähnlich wie die schuppenförmigen Staubblätter (*Zamia*, *Encephalartos*, *Dammara*), in anderen dagegen stehen sie einzeln, paarig oder zu mehreren in den Achseln wahrer Hochblätter (natürlich an einer unentwickelten Seitenachse) und erscheinen so als achselständige Blüthen, welche um eine Hauptachse zum zapfenförmigen Blütenstande sich ordnen.« In der Anmerkung hierzu heißt es: »Eine einzige, mit der Deckschuppe verwachsene Fruchtschuppe scheint *Araucaria* zu besitzen; 2 unter sich, aber nicht mit der Deckschuppe verwachsene *Pinus*..., mehrere unter sich und mit der Deckschuppe innig verwachsene besitzen *Taxodium*, *Cryptomeria* und vielleicht alle Cupressineen, so wie einige wegen der hängenden Ovula zu den Araucarinen gerechnete, aber wohl besser auch den Cupressinen zuzählende Gattungen, z. B. *Sequoia*.«

Weiter durchgeführt und in Einzelheiten näher erläutert wird die Theorie in der für diese Frage wichtigsten Arbeit von *Stenzel* (1876). *Stenzel* fand bei Fichten (*Picea excelsa*) im Riesengebirge bei Krummhübel an der oberen Grenze des Baumwuchses oft durchwachsene Zapfen; an hochgewachsenen Bäumen der tieferen Lagen kamen sie kaum vor. Alle Grade der Durchwachstung waren zu konstatieren, von normal kräftig entwickelten Zapfen mit einem kleinen Nadelbüschel am oberen Ende bis zu benadelten Zweigen, an denen nur noch einige Fruchtschuppen auftreten. An diesen Zapfen sind nun Mittelbildungen zwischen Fruchtschuppen und Knospendeckschuppen vorhanden: hier ist der Schlüssel zum Verständniß der morphologischen Natur der Fruchtschuppe gegeben. In der Übergangszone vom Zapfen zum Zweig stehen in der Achsel der Schuppen (oder deckschuppenartigen Nadeln) Knospen mit Schuppenblättern; bei diesen ist

bemerkenswert, daß die beiden ersten seitlichen (transversal gestellten) Schuppen mit ihren hinteren (der Zapfenachse zugewandten) Rändern einander genähert sind, während die vorderen Ränder weit auseinander gerückt sind. Darunter folgen am Zapfen in der Achsel von schon ganz der Deckschuppenform angenäherten Deckblättern kleine Fruchtschuppen, die dann also der ganzen Knospe entsprechen; der innere Teil der Knospe ist unentwickelt geblieben, ihre ersten beiden von der seitlichen Stellung verschobenen Blätter sind mit ihren hinteren Rändern miteinander verwachsen. Die Verwachsung ist hier noch durch eine Naht kenntlich. An den noch tiefer am Zapfen stehenden Schuppen schwindet die Naht mehr und mehr, am Grunde zeigen sich die ersten Spuren der Anlage von Samenanlagen, und so gehen dann die Schuppen durch einige Mittelstufen in die normalen Fruchtschuppen über.

Daraus ergibt sich die Richtigkeit der von A. Braun und Caspary vertretenen Ansicht, daß die Fruchtschuppe der Pinaceen aus den beiden ersten Blättern einer sonst verkümmernenden Knospe in der Achsel des Deckblattes entstanden ist. Die Bildung erfolgt so, daß die hinteren Ränder der Blättchen verwachsen und ihre vorderen Ränder nach außen gedreht sind. Diese Blätter sind Carp. und tragen je eine Samenanlage auf der Rückseite (nach der Zapfenspindel zu). In einem Punkte steht Stenzel im Gegensatz zu Caspary. Letzterer fand bei durchwachsenen Lärchenzapfen eine Knospe zwischen den beiden der Fruchtschuppe entsprechenden Blättchen und der Achse und nahm daher an, daß die die Fruchtschuppe bildenden Blättchen mit ihren vorderen (äußeren) Rändern verwachsen seien. Nach A. Braun kommen bei der Lärche wohl beide Knospenstellungen vor. Stenzel meint, daß es sich in dem von Caspary herangezogenen Fall möglicherweise um eine wirkliche Mißbildung handelt, nicht um eine Bildungsabweichung, die sich noch in den Grenzen der vor- und rückschreitenden Metamorphose bewegt. Willkomm (1880) schloß sich im allgemeinen der Anschauung von Stenzel an; wie wichtig für ihn die »Belegstücke der rückschreitenden Metamorphose« waren, zeigt sich aus seiner Bemerkung, daß er so lange an der Ansicht von Sachs, nach der der Zapfen eine Einzelblüte ist, festhielt, bis er Parlatore's Beobachtungen an *Tsuga* und besonders die von Stenzel an *Picea* kennenerlernte. Er selbst fand ähnliche Bildungsabweichungen bei *Picea* wie Stenzel, doch waren die Achselknospen besser ausgebildet. Er betont daraufhin mehr die Sproßnatur der Fruchtschuppe, während Stenzel sie aus einer einfachen, in der Achsel des Deckblattes sich entwickelnden Knospe hervorgehen läßt. Nach Willkomm ist sie hervorgegangen aus einem axillären mit zwei opponierten Blättern begabten und eine Terminalknospe tragenden Sproß, stellt also einen metamorphosierten Brachyblast dar. Für beide Forscher sind also im Gegensatz zu Eichler die Samenanlagen carpellbürtig. Wie Willkomm legt auch Celakovský größten Wert auf diese Bildungsabweichungen und folgt der Erklärung Stenzels. Die Fruchtschuppe ist ihm eins jener Gebilde, die nur durch eine lückenlos zusammenhängende Reihe von Abnormitäten, d. h. von Produkten rückschreitender Metamorphose mit Sicherheit erkannt werden kann. Besser ist noch für diese Dinge überhaupt der Terminus Abnormalität oder Monstrosität zu vermeiden, man redet besser von »Anamorphose« als Ausdruck für die rück- und vorschreitende abnorme Metamorphose, die allein für die normale Morphologie wertvoll ist. 1882 wendet sich Celakovský gegen die Kritik Eichlers, die dieser von seinem späteren Standpunkt aus, daß der Zapfen eine Einzelblüte ist, gegen die Erklärung der Fruchtschuppe nach den Durchwachsungen gerichtet hatte, und zwar handelt es sich hier besonders um die Stellung der Knospe. Eichler hatte bemerkt, daß die Knospe, wenn die Fruchtschuppe aus den mit den hinteren Rändern verwachsenen beiden ersten Blättern bestehe, niemals hinter der Fruchtschuppe (zwischen dieser und der Achse) stehen könne, sondern immer zwischen Fruchtschuppe und Deckschuppe stehen müsse. Nach Celakovský sind in der normalen Fruchtschuppe nur die beiden lateralen Vorblätter der Knospe vorhanden, die mit ihren hinteren Rändern verschmelzen. Auch bei den Anamorphosen der Lärche ist die Fruchtschuppe nur aus 2 Blättern gebildet; kommt (wie bei der Fichte)

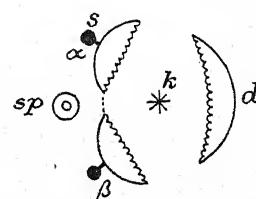


Fig. 109. Schematische Darstellung der Entstehung der Fruchtschuppe. *d* Deckblatt;  $\alpha$ ,  $\beta$  die ersten Blätter des Achselprosses mit Samenanlage; *s*, *sp* Zapfenspindel; *k* Knospe. (Original.)

noch ein vorderes Blatt hinzu, so sind die seitlichen Blätter nicht miteinander, sondern mit diesem zwischen ihnen stehenden Blatt ± verschmolzen. Dabei muß das ursprünglich vorne stehende (mit der Unterseite gegen die Deckschuppe zu gerichtete) Blatt sich um 180° gedreht haben, denn es kehrt in der Anamorphose ebenso wie die beiden ersten verwachsenen Blätter sein Xylem der Deckschuppe zu. Čelakovský fand auch in den Anamorphosen das dritte Blatt öfters halb umgedreht. Mit dieser Umdrehung hängt auch die Stellung der Knospe zusammen. Fig. A zeigt die drei ersten Blätter  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  der Knospe in normaler Stellung, bei B ist das 3. Blatt  $\gamma$  umgedreht, und  $\alpha$  und  $\beta$  sind mit ihren hinteren Rändern einander und  $\gamma$  zugewandt, so daß sie die Knospe von vorn umfassen. Bei C sind die 3 Blätter zur Fruchtschuppe vereint und mit der Oberseite der Deckschuppe zugewandt; die Knospe steht dann zwischen Fruchtschuppe und Achse. Noch einmal hebt Čelakovský 1900 den Unterschied in der Stellung der Knospe hervor, je nachdem zwei oder drei Schuppenblätter in die Fruchtschuppe eintreten: »Die rudimentäre, meist nur auf ein bis wenige Schuppenblätter (außer den die Fruchtschuppe bildenden Vorblättern) beschränkte Knospe befindet sich immer vor der Fruchtschuppe, nämlich zwischen dieser und dem Deckblatt, wenn die beiden Vorblätter, ganz allein die Fruchtschuppe bildend, nur unter sich mit ihren hinteren Rändern verwachsen sind, was allgemein in den Abnormitäten der Lärche stattfindet; sie muß sich aber naturgemäß

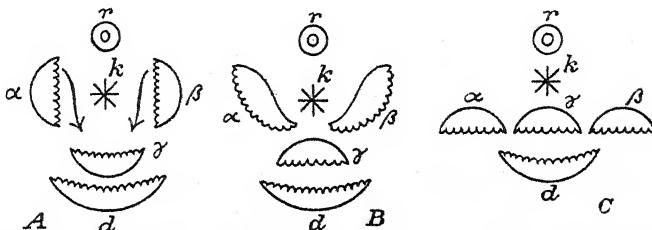


Fig. 110. Entstehung der Fruchtschuppe aus drei Blättchen des Achselsprosses  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ .  $d$  Deckblatt;  $r$  Zapfenspindel;  $k$  Knospe. (Original.)

hinter der Fruchtschuppe befinden, wenn, wie das bei der Fichte der Fall ist, noch ein drittes vorderes Knospenblatt die Fruchtschuppe mit bildet, daher dann in den durchwachsenen Zapfen die Fruchtschuppe meist dreilappig erscheint; denn dann sind die mit der Oberseite bereits nach außen verdrehten Vorblätter nicht untereinander, sondern mit dem ebenso verdrehten vorderen Knospenblatt mittels ihrer Ränder vereinigt.«

Die Ansicht von Stenzel und Čelakovský über die Natur der Fruchtschuppe wird auch von Velenovský (1888) auf die Untersuchung von durchwachsenen *Larix*-Zapfen hin bestätigt.

Noch einmal werden die Durchwachsungen des Lärchenzapfens zugleich mit den Daten der Anatomie zum Ausgangspunkt für die Deutung des morphologischen Wertes der Fruchtschuppen der Abietineen in den Arbeiten von Stephanie Herzfeld (1909 und 1914), die auch im Zapfen einen Blütenstand erkennt, aber sonst erheblich in ihrer Anschauung von Stenzel und Čelakovský abweicht. Zunächst wird bei der Beobachtung des Baues des normalen Lärchenzapfens auf den gemeinsamen Stiel von Deckschuppe und Fruchtschuppe hingewiesen, der senkrecht zur Zapfenrhachis orientiert ist; er ist für die Erklärung von Bedeutung. Durchwachsungen des Zapfens sind bei *Larix* häufig, doch handelt es sich meist nur um eine Verlängerung der Achse, wobei oberhalb des Zapfens keine verbildeten Fruchtschuppen, sondern nur Kurztriebknospen in den Blattachseln vorhanden sind. Selten kommen stärker verbildete Zapfen vor. In der Übergangsregion, wo die Deckschuppen Übergang zum Nadeltypus zeigen, enthalten sie sehr kleine Achselsproßchen, an denen die Blätter dekussiert stehen. Die beiden Vorblätter fallen meist (wie die normale Fruchtschuppe) durch Purpurfärbung auf, einmal fand sich auch an ihrer Stelle auf der Deckblattseite ein fruchtschuppenähnliches kleines Gebilde. Bei diesem Typus des durchwachsenen Zapfens sind dann auch in der ancheinend vegetativen beblätterten Region die Axillarknospen nicht normal: Die Blät-

chen stehen an ihnen dekussiert, und Nadelanlagen wie in der normalen Knospe fehlen; nur die Gipfelknospe ist normal. Die Achselprodukte können wegen ihrer dekussierten Blattstellung nicht als Zweiganlagen gedeutet werden, es sind Übergangsgebilde zu Blüten, deren Fruchtblätter nicht fertig sind. Aus dem Verhalten des Vorblattpaars ist zu schließen, daß die normale Fruchtschuppe sich an der Stelle des ersten Vorblattpaars befindet. Welches ist nun ihr morphologischer Wert? Das anatomische Bild im Vergleich zur normalen Nadel ergibt zunächst, daß die Deckschuppe eine veränderte Nadel ist, deren Blattkissen mit dem Fruchtschuppenstiel verwachsen ist. Die Anatomie des Fruchtschuppenstiel (zu innern Mark, um dieses die Bündel getrennt gruppiert mit markwärts gelegenem Hadrom) zeigt, daß der Stiel ebenso wie die Zapfenspindel eine Achse ist, die von der Spindel als relater Hauptachse abzweigt. Dieser Achse gehört nicht nur der auch äußerlich schon differenzierte Teil der Fruchtschuppe an, der als Stiel rechtwinklig zur Rhachis orientiert ist, sie verläuft auch noch weiter in derselben horizontalen Richtung in das Gewebe der sich aufrichtenden Fruchtschuppe hinein, für welche Čelakovský den Namen Crista einführt, und endet erst nahe deren rückwärtiger Wand. Herzfeld nennt sie zunächst Blütenachse, später (1914) Schuppenachse\*). Diese trägt normal oberhalb der Trennungsstelle von der Deckschuppe rechts und links je eine Samenanlage. Deren Insertion ist dieselbe wie beim Vorblattpaar des Achselproduktes am durchwachsenen Zapfen. Dieses Vorblattpaar war offenbar zu Carpellen geworden. Es ist jetzt aber am normalen Zapfen nichts mehr von den Carpellen zu entdecken, so daß nur die Annahme bleibt, daß die Carpelle völlig zur Bildung der Samenanlagen aufgebraucht wurden. Die Berücksichtigung der androgynen Zapfen legt die Ansicht nahe, daß nicht jede Samenanlage eine Blüte darstellt, sondern daß eine axilläre Blüte vorhanden ist. Der ganze obere Teil der Fruchtschuppe, die Crista, kann nur als eine Wucherung der Schuppenachse gedeutet werden und ist nicht aus Blättern zusammengesetzt, wie die früheren Autoren wollen. Die Achsenwucherung entstand sekundär, vielleicht als Schutzorgan, und war daher nur auf der Außenseite nötig, was wiederum eine Umwendung der Samenanlagen bedingte. »Die *Larix*-Blüte besteht also: aus einem sehr reduzierten Sproß, dessen Vorblätter fertig sind und je ein Ovulum ausgebildet haben, einer Achsenwucherung hinter den Eichen (Fruchtschuppe) und einem Tragblatt (Deckschuppe), dessen Blattkissen mit der kurzen Schuppenachse verwachsen ist.«

Eine Abnormalität wesentlich anderer Form als die der Durchwachsungen wurde von Chodat (1915) benutzt, um die morphologische Natur der Fruchtschuppe zu klären. Es handelt sich um einen Zweig von *Pinus laricio*, der mit einem jungen normalen ♀ Zapfen endigt; etwas unterhalb des Gipfels ist der Zweig in eigenartiger Weise verändert, indem die eine Seite die Struktur eines Zapfens mit Fruchtschuppen, die andere Seite die normale Struktur mit Kurztrieben besitzt. Diese Abnormalität ist nach Ansicht des Autors insofern wertvoll, als die Homologien, die man auf sie begründen kann, sich auf Strukturen stützen, die sowohl ihrem Ursprung wie ihrer Stellung nach identisch sind. Von Interesse sind natürlich die in der Zone zwischen den Zapfenschuppen und den Kurztrieben stehenden Übergangsgebilde. Kurztriebähnliche Übergangsformen besitzen zunächst zwei seitliche erste Schuppen, bei denen ein Rückenkamm ausgebildet ist, der der Stellung nach einem Rand der Fruchtschuppe entspricht. Die dazwischen stehende Kurztriebknospe entspricht der Stellung nach dem Gipfel der Fruchtschuppe. Fruchtschuppenähnliche Übergangsgebilde zeigen die Schuppe in 2 seitliche Spitzen (entsprechend den Spitzen der beiden Vorblätter) und eine mittlere Spitze (entsprechend dem Kurztriebgipfel) gespalten. So hat die Fruchtschuppe der Stellung nach den morphologischen Wert einer Knospe. Die beiden ersten Blätter der Übergangs-Kurztriebe tragen auf der nach innen (nach der Achse zu) gewandten Hälfte im unteren Teil eine Anschwellung, die man von vornherein für das Rudiment einer Samenanlage halten würde, die aber von der holzigen Konsistenz der Fruchtschuppe ist. In einzelnen Fällen

\*) Die Änderung der Benennung begründet Herzfeld (1914) folgendermaßen: »Da in jenen Blüten an durchwachsenen Zapfen, in denen die Samenanlagen fehlen, die Achse gleichzeitig verschwindet — so daß die Braktee dann samt ihrem Blattkissen direkt an der Zapfenachse sitzt — machte sie mir in meiner Arbeit über *Larix* den Eindruck eines Blütenbestandteils und ich nannte sie Blütenachse; doch halte ich diese Achse heute für eine Sproßachse zweiter Ordnung und nenne sie Schuppenachse.«

können die Anschwellungen beider Schuppen innen durch eine schmale Brücke verbunden sein. Die Fruchtschuppe ist also homolog einem Kurztrieb, und zwar genauer dessen ersten beiden Blättern. Die die Samenanlagen erzeugenden Stellen der Innenseite, die als Plazenta funktionieren, sind einer nach der Konusachse gerichteten Blatthälfte homolog, auf deren Unterseite die Samenanlage entsteht.

Diesen Arbeiten gegenüber, in denen die morphologische Bedeutung der Fruchtschuppe aus den Anamorphosen abgeleitet wurde, hat eine Kritik von Einzelheiten, wie die Stellung der Knospe usw., keinen Wert. Es wird sich bei dem Vorhandensein von fast lückenlosen Reihen von Übergangsgebilden gegen die Ableitung nichts stichhaltiges einwenden lassen, wenn man die Bedeutung der Anamorphosen, die von Čelakovský aufs höchste eingeschätzt wurde, überhaupt anerkennt. Es handelt sich um eine prinzipielle Frage, die, auf unseren Fall angewendet, lautet: Liegen hier, wo eine Reihe von Übergängen vorhanden ist, unter allen Umständen homologe Gebilde vor, muß iherwegen die Fruchtschuppe einem Achselsproß homolog sein? Die Frage ist von verschiedenen Forschern verneint worden; ich erwähne hier die interessante Studie von Leavitt (1909), der nachzuweisen versucht, daß den Anamorphosen keine Beweiskraft innewohnt. Es gibt in der Pflanzenwelt ein deutlich sich manifestierendes Prinzip der Translozierung, der Übertragbarkeit von Charakteren auf verschiedene Organe am Pflanzenkörper, ein Prinzip, daß Bateson als Homoeosis bezeichnete. Ein Beispiel mag das Wesen dieses Prinzipes erläutern: Leavitt sah, daß die Teilblättchen des Blattes der Rosskastanie ebenso scharf von der Rhachis durch eine Zellplatte abgegliedert wurden wie das ganze Blatt vom Zweig. Der Vorgang der Abgliederung der Blättchen hat keine offensichtliche biologische Bedeutung für den Baum. Man kann das Vorhandensein solcher nutzlosen Strukturen durch Homoeosis erklären. Man kann annehmen, daß die Abgliederung, nachdem sie sich am Blattstiel in einer für die Art nützlichen Weise entwickelt hatte, in derselben Weise auf die Basen der Teilblattstiele übertragen wurde, wo sie ohne Bedeutung ist, daß sie also hier durch Homoeosis wiederholt wurde.

In weiterer Betrachtung kommt der Autor zu dem Schluß, daß durch die Translozierung die Grenzen der Homologie überschritten werden können, daß damit also ein anderes Gebilde an die Stelle des normal sonst vorhandenen treten kann, das nicht mit ihm homolog ist, und zwar kann der Ersatz ganz oder gradweise stattfinden. Es kann also auf Homologie zwischen zwei Organen nicht aus dem Grunde geschlossen werden, daß in Anomalien eins das andere ersetzt, oder daß Merkmale, die dem einen Organ eigentümlich sind, auf das andere übertragen werden. Die Existenz selbst einer so genannten vollständigen Reihe von Übergängen zwischen zwei Gebilden beweist nicht ihre Homologie. So haben die Anamorphosen Čelakovskýs nicht den ihnen vom Autor im Vergleich zu anderen Abnormalitäten zugeschriebenen phylogenetischen Wert. Abweichungen vom Normalen sind überhaupt in der Morphologie mit größter Vorsicht zur Deutung zu benutzen. Das gilt auch für die Erklärung der Fruchtschuppe. Es ist für die Fruchtschuppe nicht erwiesen, daß bei den Anamorphosen ein Rückschlag im phylogenetischen Sinne, eine rückschreitende Metamorphose, vorliegt. Keine Struktur mit der Andeutung eines anzenstrialen Charakters tritt hier auf, nichts, was nicht auch der Art sonst normal angehörte, nur Mitteldinge zwischen einer vegetativen und reproductiven Struktur. Die Umbildungen am Zapfen sind homoeotischer Natur; die Achsennatur der Fruchtschuppe müßte durch andere Gründe erwiesen werden, den Anamorphosen kommt nicht diese Bedeutung zu. Man kann sich vorstellen, daß alle Übergänge Kombinationen von historisch beziehungslosen Formfaktoren sind, die teils reproductiv, teils vegetativ sind. Wenn wirklich ursprünglich die Fruchtschuppe nur eine Emergenz der Deckschuppe darstellte, und wenn dann durch die Einwirkung vegetativer Kräfte der Zapfen stufenweise in einen Laubzweig mit Knospen in den Blattachsen umgewandelt wurde, dann kann man sich vorstellen, daß morphogenetische Kräfte in der Richtung auf Bildung einer Fruchtschuppen-Emergenz oder einer Laubknospe nebeneinander einwirkten, und so ein monströser Zapfen entstand.

Ahnlich skeptisch äußert sich Goebel (1923): »Vergrünungen« und andere Mißbildungen, welche man zur Deutung der ♀ Blüten oft herangezogen hat, können phylogenetischen Schlüssen nicht zur Grundlage dienen. Vielmehr ist ... bei der Untersuchung der Mißbildungen die erste Aufgabe die, ihr Zustandekommen auf Grund

der Kenntnis der normalen Entwicklung festzustellen — nicht umgekehrt. Das ist freilich oft mit Schwierigkeiten verknüpft. Wenn z. B. an Stelle einer Samenschuppe einer Abietinee ein vegetativer Sproß auftritt, so wissen wir zunächst nicht mit Sicherheit, ob dieser wirklich aus der 'Anlage der Samenschuppe' hervorgeht, oder eine Neubildung ist. Aber nehmen wir selbst das erstere an, so zeigt es nur, daß die Samenschuppenanlage auf frühen Entwicklungsstufen zur Sproßentwicklung umgestimmt werden kann, nicht aber, daß sie im Verlauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung aus der Reduktion eines Sprosses hervorgegangen ist. Das wäre nur dann anzunehmen, wenn wir fossile oder lebende Formen kennen würden, die wirklich derartige axilläre, mit Samenschuppen zweifellos homologe Blüten besitzen.«

### III. Die Beweise für die Achsenatur der Fruchtschuppe aus der Anatomie.

Schon oben wurde darauf hingewiesen, daß von Herzfeld die anatomische Struktur von Deck- und Fruchtschuppe zur Erklärung herangezogen wurde; besonders der Gefäßbündelverlauf wurde auch von anderen Forschern (van Tieghem, Čelakovský, auch Strasburger) zum Nachweis der Sproßnatur der Fruchtschuppe benutzt. So baut van Tieghem (1869), der wiederum eine eigene Ansicht über die Fruchtschuppe entwickelt, seine Deutung ganz wesentlich auf den Daten der Anatomie auf. Er geht bei seinen Untersuchungen von dem Prinzip aus, daß im Zweig stets die Gefäßbündel symmetrisch um eine Achse herum gruppiert sind, während die Blattbündel stets symmetrisch zu einer Ebene orientiert sind. Das Laubblatt der Coniferen erhält nun aus der Achse nur ein Gefäßbündel. Wird es fertil (also zur Deckschuppe), so kommen zwei etwas weiter oberhalb entspringende Bündel für die Fruchtschuppe hinzu; diese gehen horizontal oberhalb des Blattbündels durch die Rinde hindurch, indem sie ihre Xylemteile gegeneinander kehren. Bei den Pinaceen umgeben sich das Blattbündel und die beiden oberen Bündel sogleich mit einer besonderen Parenchyscheide, so daß die beiden Systeme von Anfang an getrennt sind, was bei den anderen Coniferengruppen nicht der Fall ist. Verlassen die Bündel die Rinde, so nähern sich die beiden oberen einander und drehen sich so, daß sie ihr Xylem nach unten, zur Braktee (Deckschuppe) kehren. Sie teilen sich dann und bilden einen nach unten zu konkaven Bogen Bogen von Bündeln. Die Xylemteile des Deckschuppenbündels und der Fruchtschuppenbündel sind also einander zugekehrt. Von je einem der seitlichen Bündel des Bogens geht ein Zweiglein zur Basis der Samenanlage aus.

Aus diesem Gefäßbündelverlauf folgt nun für van Tieghem, daß die Deckschuppe eine Braktee ist, in deren Achsel ein Zweiglein steht, das nur ein einziges Blatt (die Fruchtschuppe) hervorbringt; dann erlischt sein Wachstum. Dieses Blatt ist ein offenes Carpell und stellt die ganze ♀ Blüte dar; es ist immer umgekehrt, so daß sich Braktee und Blatt ihre gleichsinnigen Seiten zukehren. Die Samenanlagen stehen an der Rückenseite des Blattes. Damit ist ein wesentlicher Gegensatz zu den Cycadeen gegeben, bei denen die an der Zapfenachse inserierten Schuppen die Samenanlagen tragen.

Prinzipiell sind bei Taxodieen, also den Gattungen *Sequoia*, *Athrotaxis*, *Sciadopitys*, die Verhältnisse von denen der Pinaceen nicht verschieden. Aber der Teil der Gefäßbündel, der unterhalb der Abgangsstelle der Samenanlagen-Bündel liegt, ist weniger entwickelt, und so kommt es, daß die Samenanlagen horizontal zur Oberfläche des Carpellblattes stehen oder sogar fast aufgerichtet sind. Auch bei den Cupressineen ist die Schuppe doppelt, Deckschuppe und Fruchtschuppe sind verwachsen. Das obere inverse Bündelsystem ist wie bei den Pinaceen vorhanden, auch hier trägt das erste Blatt eines Achselsproßchens auf der Rückseite die Samenanlagen. Aber die Region des Carpellblattes unterhalb der Samenanlagen entwickelt sich wenig oder gar nicht, so daß die Samenanlagen aufgerichtet an seinem Grunde stehen. Auch auf die anderen Gruppen der Coniferen läßt sich die Erklärung übertragen. Bei *Cephalotaxus* z. B. stellen die beiden Ovula die ganze Fruchtschuppe dar, d. h. das erste und einzige Blatt eines Zweigleins der dritten Zweiggeneration (vom Laubblatt ab gerechnet); es ist ein kurzer Stiel vorhanden, während die Spreite völlig auf die beiden Samenanlagen reduziert ist. Bei *Taxus* ist die Samenanlage das ganze einzige Blatt eines ganz reduzierten Zweigleins in der Achsel der obersten der sechs Schuppen an der sekundären Achse des Blütenproß-

chens, es entspricht der ganzen Fruchtschuppe der Pinaceen. Die Samenanlage ist also nicht an der sekundären Achse des Blütensprößchens terminal, wie meist angenommen wird, sondern ist nach van Tieghem selbst wieder eine neue Nebenachse.

Auch Strasburger (1872), für den die Samenanlage einen Fruchtknoten darstellt, der Zapfen also ein Blütenstand ist, bringt den Bündelverlauf mit der Sproßnatur der Fruchtschuppe in Zusammenhang. Für *Pinus pumilio* gibt er folgende Darstellung des Bündelverlaufes: »Auf tangentialem Schnitten durch die Rachis des Zapfens sieht man aus derselben ein Blattbündel für das Deckblatt und über diesem zwei Achsenknospenbündel für die Fruchtschuppe ausbiegen. Noch innerhalb der Rachis gibt eins derselben einen Zweig ab, der eine obere mediane Stellung einnimmt, so daß man auf tangentialem Schnitten, dicht unter der Oberfläche der Rachis Gruppen von je vier konzentrischen Bündeln antrifft. Das untere tritt jetzt in das Deckblatt: die drei oberen, dem unteren die Tracheen zukehrend, in die Fruchtschuppe. Das Bündel im Deckblatt bleibt einfach, die beiden seitlichen Bündel der Fruchtschuppe verzweigen sich, so daß man im ganzen meist neun ziemlich gleich starke Nerven erhält, welche, nur wenig divergierend, nebeneinander laufen und in dem oberen Rande der Fruchtschuppe sich sogar ein wenig nähern. Die beiden rechts und links vom Mittelnerven liegenden Bündel versorgen die Blüthen mit je einem schwachen, seitlich abgezweigten Bündel, welches unter der Ansatzstelle der Blüthe sich in Transfusionsgewebe auflöst... Wie *Pinus Pumilio* verhielten sich im wesentlichen alle von mir untersuchten Abietineen.« Für *Thuja orientalis* gibt Strasburger (1872, p. 26) folgendes an: »Das sterile oberste Schuppenpaar ist so wie die fertilen mit doppeltem Bündelsystem versehen... Man findet an der Basis der Schuppe drei Bündel, zwei obere und ein unteres: das untere bleibt ungetheilt, die oberen spalten sich, bis ihre Zahl auf höher-geführten Schnitten auf etwa acht steigt... In der Rachis bleiben die Bündel getrennt; das untere tritt wie ein gewöhnliches Blattbündel in den Bündelkreis; die beiden oberen verschmelzen hier mit zwei seitlichen. Ein Vergleich mit den vegetativen Sprossen lehrt, dass sich diese zwei oberen Bündel durchaus wie gewöhnliche Achselknospenbündel verhalten; daraus folgt wohl schon, dass die Schuppe kein einfaches Blatt sein könne, sondern aus Blatt- und Achselprodukt verwachsen.« Ganz auf diesen Standpunkt stellt sich Čelakovský (1900), der meint, daß die Betrachtung des Gefäßbündelverlaufes endgültig die irrite (später!) Lehre Eichlers von der einfachen Natur des Zapfens zu Falle bringen müsse, wenn selbst die Anamorphosen noch Zweifel übrig gelassen haben sollten. Er fand bei *Pinus cembra* eine Struktur, wie sie Strasburger angibt, bei *P. strobus* aber tritt anstatt der vier getrennten, im Grundgewebe eingebetteten Bündel in die Fruchtschuppe ein geschlossener Zentralzylinder ein, dessen Xylem ein kleines zentrales Mark umschließt. Dieser Zentralzylinder löst sich weiterhin in das Deckschuppen- und die Fruchtschuppenbündel auf. Ebenso sind bei *Pinus silvestris* die Bündel der Fruchtschuppe und des Deckblattes anfänglich in einem geschlossenen Zylinder vereinigt oder verschmolzen. Hier ist »jeder Zweifel ausgeschlossen, dass der geschlossene, einen Markeyzylinder einschliessende hohle Holz-cylinder, der auch in der Achse jedes vegetativen einjährigen Achselsprosses, niemals aber, weder bei Gymnospermen, noch bei Angiospermen, in Blattstielen gebildet wird, die axile Natur der Basis die Fruchtschuppe erweist. Dass auch das Deckblattbündel von diesem Centralzylinder ausgeht, erklärt sich wohl durch die Vereinigung der Basis des Deckblattes mit dem axialen Theile des Fruchtschuppensprosses, indem dann das Deckblatt gleichwie ein Blatt des Achselsprosses selber (ähnlich wie das Deckblatt einer Inflorescenz von *Samolus*, *Thesium* usw.) erscheint.« (Man vgl. die früher erwähnte Arbeit von Herzfeld).

Diese Betrachtungen sind ausgegangen von den mächtig entwickelten Fruchtschuppen der Pinaceen resp. den starken Innenauswüchsen der Fruchtschuppen bei den Cupressaceen, die eine ausgiebige Versorgung mit Leitsträngen erfordern. Es wird am Platze sein, zum Vergleich einen Blick auf die Podocarpaceen zu werfen, bei denen das Epimatium ganz verschieden mächtig ist. Wie auch sonst bei den Coniferen wird von der Achse ein Bündel für das Carp. abgegeben; von diesem gehen zur Versorgung der Samenanlage zwei Bündel mit umgekehrter Orientierung aus, die vom Carpellbündel ± unabhängig werden können. Bei *Saxegothaea* ist nach Stiles (1908) und nach Tison (1919) der Verlauf folgender: Von der Zapfenachse geht ein Bündel mit Harzkanal für das Carp. aus; ein wenig oberhalb der Insertion des Carp. zweigen sich davon nach der

Innenseite zu zwei kleinere Bündel ab, die in bezug auf die Lage des Xylems umgekehrt orientiert sind wie das Carpellbündel. Sie dienen der Ernährung der Samenanlage und nehmen Richtung auf diese zu. Nach ihrer Abgabe teilt sich das Hauptbündel in eine Anzahl von Zweigen, die sich in einem Bogen anordnen; die randständigen Zweige, sich nach innen krümmend und umgekehrte Orientierung gewinnend, verstärken die Gruppe der Samenanlagenbündel. Weiter oben vereinigen sich die Carpellbündel wieder in ein einziges, das bis nach dessen Spitze verläuft; das Carp. hat also nach oben zu wie die sterilen Schuppen ein einzelnes Bündel. Neben dem Hinzufügen einiger Zweige der Carpellgruppe wird die Samenanlagengruppe auch noch durch Teilung eines der beiden ursprünglichen Bündel vermehrt. Schließlich aber findet wieder Vereinigung statt und in der Basis des Ovulums sind nur zwei Bündel vorhanden, während ein drittes kleineres bis dicht heran reicht. Nach Tison kann aber der Bündelverlauf auch viel einfacher sein: So können die beiden Samenanlagenbündel dauernd ungeteilt bleiben, während sich nur das Carpellbündel in die Zweige teilt, von denen die äußeren umgekehrte Orientierung gewinnen; ja es kann auch das Carpellbündel sogar ganz ungeteilt bleiben. Diese Variation bei derselben Art ist sehr bemerkenswert; eine bedeutende Komplikation kann neben sehr einfachem Verlauf vorhanden sein.

Der letztere entspricht dem, was für *Microcachrys* bekannt ist (Stiles 1912): Von der Achse geht ein Gefäßbündel für das Carp. aus; kurz nach seinem Eintritt in das Carp. gibt es nach oben zu ein Bündel ab, das umgekehrt orientiert wird; beide liegen dicht beieinander. Schließlich geht das obere für die Samenanlage bestimmte Bündel in die Höhe, teilt sich nahe der Basis der Samenanlage und die Zweige gehen in die Basis des Integumentes.

Bei *Dacrydium* sehen wir das Epimatium im Verhältnis zum Carp. eine immer größere Rolle spielen, und so wird auch hier die Bündelversorgung in ihm eine reichlichere. Wie bei *Saxegothaea* und *Microcachrys* bleibt zunächst auch bei *Dacrydium*-Arten mit kleinerem Epimatium dieses von Gefäßbündeln frei. Bei *D. Franklini* (Stiles 1912) gibt das Carpellbündel zwei Bündel mit umgekehrter Orientierung ab und zwar etwas über der untersten Basis des wenig herablaufenden Carp.; sie führen keinen Harzkanal und endigen unterhalb des Nucellus. Bei *D. cupressinum* (Sinnott 1913) gehen die beiden Bündel in die Basis des Epimatiums, auf dem die Samenanlage sitzt und treten sofort in den Grund der Samenanlage ein, wo sie erlöschen; der ganze Mantel des Epimatiums besitzt keine Gefäßbündel. Anders bei *D. Bidwillii* mit seinem großen, um die Samenanlage herumgeschlagenen Epimatium. Hier gehen die beiden Bündel mit umgekehrter Orientierung durch dieses hindurch. Es zeigt sich hier schon die Regulation des Bündelverlaufs nach den Bedürfnissen der Ernährung. Die beiden Bündel sind zur Ernährung der Samenanlage da. Ist das Epimatium noch wenig entwickelt, steht die Samenanlage noch eigentlich auf dem Carp., so erhält es kein Bündel (*Saxegothaea*, *Microcachrys*). Bei den typischen Dacrydien, bei denen die Samenanlage auf der Basis des Epimatiums sitzt, gehen die Bündel direkt durch diese in den Grund der Samenanlage. Ist nun das Epimatium stark entwickelt und sitzen die Samenanlagen auf ihm (*Podocarpus*), so müssen die Bündel naturgemäß ins Epimatium eintreten, um zur Basis der Samenanlage zu gelangen, der sie zustreben. Somit erlöschen sie dann auch meist am Gipfel des Epimatiums. Ist dieses aber sehr stark entwickelt, so können noch Zweige der Bündel in dessen ventrale Seite zur weiteren Ernährung abgegeben werden. Einige Einzelheiten seien darüber noch nach den neueren Forschungen mitgeteilt. Bei *Podocarpus totara* und *P. nivalis* (Sinnott 1913) vereinigen sich die beiden Bündel, die sich vom Bündel des Carp. am Grunde abgetrennt haben, wieder, ein Bündel tritt in die Basis des Epimatiums ein, dann trennen sich die beiden Bündel wieder und laufen im Epimatium entlang, mit umgekehrter Orientierung (Xylem nach außen gewandt). In der Gegend der Basis des Ovulums geben sie noch einen kleinen Zweig in diese ab und erlöschen dann an der stumpfen Spitze des Epimatiums. Reichlicher ist die Versorgung bei *P. elatus*. Hier teilt sich das aus der Vereinigung der beiden Bündel entstandene und in die Basis des Epimatiums eintretende Bündel in drei, die im Epimatium entlanglaufen; die beiden seitlichen geben dann von der Spitze des Epimatiums noch vier Bündel ab, die an dessen ventraler Seite bis zur Gegend der Mikropyle herablaufen. Bei *P. spicatus* gehen die beiden Hauptbündel des Epimatiums bis in dessen ventrales Ende. Bei *P. vitiensis* (Gibbs 1912) hat das Epimatium vier getrennte Bündel,

die an seinem oberen Ende eine ringartige Ausbreitung am Grunde der Samenanlage erfahren und dann sich noch einmal teilen, so daß acht Zweige weiter herablaufen. Bei *P. nagi* (Stiles 1912) hat das Carp. eine Reihe von 4—5 Bündeln, ist also parallel-nervig wie die Blätter; am Grunde des Epimatiums findet sich auch eine Reihe von 3—4 Bündeln, deren Teilung noch stärker als bei *P. vitiensis* ist. Bei *P. dacydoides* sind Carp. und Epimatium verwachsen; ein Bündel geht ins Carp. und zwei mit umgekehrter Orientierung ins Epimatium; das Carpellbündel und die des Epimatiums sind selbstständig und gehen getrennt aus dem Gefäßbündelzylinder der Achse hervor (Gibbs 1912). Die Tatsache, daß hier keine »vascular connexion« zwischen Carp. und Epimatium besteht, wird von Gibbs besonders hervorgehoben als Beweis dafür, daß keine Einzelblüte, sondern eine Infloreszenz vorliegt mit fertilen Brakteen. Wie steht es nun damit? Bei *Saxegothaea* gehen die Bündel für das Ovulum deutlich von dem Carpellbündel aus; auch bei *Dacrydium* sind die Bündel für das Ovulum noch mit dem Carpellbündel im Zusammenhang, wenn sie sich auch schon früh trennen, dicht über dem Einschnitt, den die Basis des Carpells macht. Bei *Podocarpus* ist es ähnlich, oder aber die Bündel sind ganz voneinander getrennt. Im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung wird das immer stärker hervortretende Epimatium immer mehr mit Gefäßbündeln versorgt, zugleich wird auch die Selbstständigkeit der Bündel immer größer. Wir müssen aber auf den Typus von *Saxegothaea* und *Microcachrys* in unserer Betrachtung zurückgehen. Dabei ist auch auf *Araucaria* hinzuweisen. Bei dieser Gattung gibt die Achse des ♀ Zapfens gewöhnlich für das Carp. ein Bündel ab, das wiederum ein Bündel mit umgekehrter Orientierung abzweigt; hieraus schloß z. B. Lotsy, daß bei *Araucaria* einfache Sporophylle mit einer Ligula vorliegen, im Gegensatz etwa zu *Pinus*, bei welcher Gattung zwei getrennte Bündel die Achse verlassen; nun hat aber Worsdell für *A. Bidwillii* nachgewiesen, daß die beiden Bündel, die sich in der Carpell-Basis befinden, in verschiedener Höhe dem Bündelsystem der Achse entspringen. Dazu bemerkt Seward: »So far as we are aware, the separate origin of the bundles is peculiar to this species, but in the view of the stoutness of the scale, we see no fatal objection to the suggestion, that, in the course of evolution, bundles which are formerly united at their point of exit from the axis, afterwards pursued a separate course to the vascular tissue of the central cylinder«. Das entspricht genau der oben dargelegten Anschauung für die Podocarpaceen. Ebenso bemerkt Eichler (1881): »Falls die Theilung der Schuppe tief herabgeht und die gemeinsame Basis dick und breit ist, wie wir dies z. B. bei den *Pinus*-Arten sehen, kommen die Bündel der beiden Schuppen gleich getrennt aus der Axe, das Blatt ist dann 3spurig; ist die Theilung minder tief und die gemeinsame Basis nagelartig verschmälert, so kommt aus der Axe mitunter nur 1 Bündel, das sich erst innerhalb der Schuppenbasis theilt (manche *Abies*-Arten). Aehnliche Differenzen begegnen in analogen Fällen auch bei den im Folgenden noch zu betrachtenden Gruppen.«

Die Gefäßbündelversorgung ist ursprünglich für die Samenanlage bestimmt, in dem Integumente der großen Samen von ancestralem Typus ist auch das Integument und die Nucellus-Basis reichlich mit Bündeln versehen; die Entwicklung einer Fruchtschuppe oder eines Epimatiums bedingt das Eintreten von Gefäßbündeln in diese, die dann Zweige für die Samenanlage abgeben. Verschiedenartig wie das Ausmaß der Fruchtschuppe ist auch die Selbstständigkeit und die Anordnung der Gefäßbündel; man wird diese, da die Fruchtschuppe ein Gebilde eigener Art ist, nicht durch den Vergleich mit der normalen Bündelversorgung von Blatt und Achse erklären können. Der Bündelverlauf beweist nicht, daß die Fruchtschuppe ein Zweig ist.

#### IV. Ausdehnung der Blütenstandstheorie auf die ganze Gruppe der Coniferen.

Aus dem im II. und III. Abschnitt Gesagten geht hervor, daß die auf die Bildungsabweichungen und die Anatomie gegründete Theorie von der Achsennatur der Fruchtschuppe wesentlich von den Pinaceen ausging; sie wurde dann auf die anderen Gruppen der Coniferen übertragen. Das wurde schon bei der Betrachtung der Anschauungen von van Tieghem kurz auseinandergesetzt (ebenso wie früher schon auf die ältere Zusammenfassung Eichlers hingewiesen wurde). Als ein weiterer beachtenswerter Versuch, die äußerlich so differenten Bildungen wie die Fruchtschuppe der Pinaceen, das

Epimatium der Podocarpaceen usw. auf einen gemeinsamen Typus zurückzuführen, sei die Arbeit von Stephanie Herzfeld (1914) kurz besprochen; die Auffassung der Fruchtschuppe als Auswuchs der Schuppenachse wurde von Herzfeld, wie oben erwähnt, aus Anamorphosen und aus der Anatomie bei *Larix* gewonnen.

Die Homologisierung bietet nun zunächst für die Familie der Cupressaceen (wounter Taxodioiden und Cupressoideen verstanden sind) keine besonderen Schwierigkeiten. Charakteristisch ist für viele Gattungen das Emporheben des kleinen Deckblattes an der vergrößerten Schuppenachse. »So sehen wir bei *Cryptomeria* eine Modifikation der Abietineen-Fruchtschuppe, indem auf kräftig entwickeltem, gemeinsamem Basalteil nach innen die Fruchtschuppe — bei *Cryptomeria* aus mehreren Wülsten zusammengesetzt — nach aussen das hoch empor gehobene Deckblatt sich wölbt; an schon verholzten Schuppen ragt letzteres wie ein kleines Spitzchen weg. Der Gefäßbündelverlauf zeigt in dem gemeinsamen Schuppenteil das typische Bild des Zentralzylinders einer Achse, sämtliche Xyleme einem Zentrum zugekehrt.« In verschiedener Weise wird die Schuppenachse z. B. bei *Athrotaxis* verdickt (vgl. die Fig. bei den Taxodiaceen), und zwar einseitig oder doppelt. Auch bei *Sequoia* gelangt durch die Doppelwucherung der Schuppenachse die Braktee später in die Mitte eines Schildes, das Deckblatt stellt dann nur noch ein kleines Spitzchen dar. »Unter den Cupressoideen steht die *Cupressus*-Schuppe ebenfalls der von *Athrotaxis cupressoides* zunächst; nach der Bestäubung der Samenanlagen wächst die Schuppenachse und schwollt gleichzeitig an der Innen- und Aussenseite mächtig an, so dass die emporgehobene Braktee schliesslich in der Mitte eines Schildes steht; ebenso entsteht im Beeren-Zapfen von *Juniperus* unterhalb des Tragblattes eine Achsenwucherung an der Aussen- sowie an der Rhachisseite, die aber fleischig bleibt — die Samenanlagen sind wie bei allen Coniferen in der Achsel des Deckblattes angelegt und nur durch die Druckverhältnisse später so beiseite gedrängt, dass sie zwischen denselben inseriert zu sein scheinen . . .« Nicht anders die Araucarien. »Bei *Agathis* sehen wir die Schuppenachse an der Innenseite unverdickt, doch entwickelt sie wie *Athrotaxis cupressoides* einen äusseren Fruchtschuppenwulst. Wenn auch der innere Wulst total reduziert ist, so sind doch wie bei allen Verwandten die zwei Serien der verkehrt zueinander orientierten Bündel erhalten, deren obere den Innenswulst zu versorgen pflegt. Die verschiedenen Arten der Gattung *Araucaria* bilden eine schwach entwickelte innere Fruchtschuppe aus, die bei *Araucaria araucana* (= *imbricata*) gänzlich reduziert ist. In diesem Genus sehen wir auch eine allmähliche Reduktion der oberen Leitbündelreihe von *Araucaria Bidwillii* mit seinen mächtigen Fruchtschuppenbündeln zu den bedeutend schwächer entwickelten bei *Araucaria Cookii* und von da zu *Araucaria brasiliiana*, welche die beiden äussersten der halbkreisförmig angeordneten Leitbündel heranzieht, um die Ovula zu ernähren. Die Fruchtschuppe bleibt ohne Gefässe.« Hier kann man fragen, warum soll die Leitbündelreihe »reduzierte sein? Es ist zu bedenken, daß die vom Deckschuppenbündel abgehenden Gefäßbündel zunächst zur Ernährung der Samenanlage bestimmt sind; erst bei starker Entwicklung der Fruchtschuppe wird deren Gefäßbündelsystem selbständig. Bei den Cupressaceen, bei denen sich die »Fruchtschuppe« nicht von der »Deckschuppe« trennt und sich erst spät stark entwickelt, ergibt sich klar ihre Bedeutung für Schutz und Ernährung der Samenanlage. Zuerst sind in der Blüte die Samenanlagen versteckt, bei ihrer Vergrößerung werden sie durch die Wucherung der Schuppe ernährt und geschützt. So sagt auch Herzfeld: »Die Fruchtschuppe hat die wichtige Aufgabe des Samenschutzes übernommen.« Nur über ihre morphologische Deutung gehen die Ansichten auseinander. Diejenigen von Herzfeld betreffend der »Abietaceen und Cupressaceen« werden in folgende Sätze zusammengefaßt: »An dem Wachstum nach der Bestäubung beteiligt sich entweder nur die Fruchtschuppe, während die Schuppenachse relativ klein bleibt; diesen Typus möchte ich den abietoiden nennen, weil er nur bei den Abietaceen (exklusive Araucarieen) zu finden ist. Den zweiten Typus nenne ich im Gegensatz zum abietoiden den cupressoiden, weil ihn die Cupressaceen (außerdem noch die Araucarieen) besitzen; hiebei entwickelt sich die Schuppenachse mächtig und hebt die Braktee noch über die Insertion der Fruchtschuppe empor, so daß sie meist nur mehr als kleines Spitzchen nach aussen wegstarrt. Dabei können Achsenwucherungen nicht nur auf der Innenseite auftreten; in zahlreichen Fällen verdickt sich die Achse unterhalb der Braktee auch noch aussen; dadurch entsteht eine schildartige Bildung, in deren Mitte das Deckblatt meist stachelspitzig

sitzt.« Schwieriger ist nach H e r z f e l d die Deutung der Fruchtschuppe bei den Taxaceen. Zunächst ist schon bei den Podocarpeen ihre Entwicklung nicht von einheitlichem Typus. Bei *Saxegothaea* macht die Zapfenschuppe den Eindruck, als bestände sie zum größten Teil aus der verlängerten Schuppenachse, die das Deckblatt an der Spitze trägt, womit sie sich als ein Homologon der Fruchtschuppe von kupressoidem Bau erweist. Noch deutlicher ist bei *Microcachrys* die eigentliche Braktee nur die Spitze der Zapfenschuppe, die Braktee ist durch die verlängerte Achse emporgehoben. Das einseitige Epimatium ist nun leicht mit der Fruchtschuppe zu homologisieren. Auch *Dacrydium* schließt sich noch hier an. Dagegen nähert sich *Podocarpus* dem abietoiden Typus: Die Braktee wird nicht durch nachträgliches Wachstum der Sproßachse emporgehoben, sondern sie bleibt an der Zapfenrhachis, in ihrer Achsel steht die Schuppenachse mit der umgeschlagenen Fruchtschuppe. Nur dieses Einschlagen unterscheidet hier das Epimatium von der Fruchtschuppe der Pinaceen. »Wir brauchen uns nur bei einer *Pinus*-Blüte die Fruchtschuppe umgebogen und ein Ovulum einhüllend zu denken; es entsteht sowohl der Bündelverlauf als die äußere Morphologie der *Podocarpus*-Blüte.« »Die p o d o c a r p o i d e Schuppe ist zygomorph; sie umhüllt das Ovulum und wendet dieses um, indem sie einseitig bevorzugtes Wachstum zeigt; diese Zygomorphie ist im Zusammenhang mit der lateralen Blütenstellung. Die weite Entfernung der Blüten voneinander, respektive deren geringe Zahl bedingt eine vergrößerte Schutzbedürftigkeit des Ovulums, woraus sich die gänzliche Umhüllung desselben durch die Fruchtschuppe ergibt.« Schließlich ist noch bei einigen Coniferen die Fruchtschuppe (oft als Arillus bezeichnet) als gleichmäßig die Samenanlage umgebende Hülle entwickelt (*Taxus*, *Torreya*, *Phyllocladus*): »Die taxoide Schuppe ist actinomorph; sie umgibt das aufrechte Ovulum als regelmässige, becherförmige Hülle und ist sowohl den Taxoideen als *Phyllocladus* eigen, welch letztere in systematischer Hinsicht eine Zwischenstellung zwischen Taxoideen und Podocarpoideen einnimmt. Die Actinomorphie ist mit der Stellung der Blüte im Zusammenhang; diese sitzt (wenn auch nur scheinbar) am Ende einer Achse; auch bei *Phyllocladus*, dessen Einzelblüten radienartig von einem Zentrum auszustrahlen scheinen, kann man von Endständigkeit sprechen. Die taxoide Schuppe wird in der Reife fleischig.« So ergibt sich als Zusammenfassung: »Wir sehen in der ganzen Ordnung der Koniferen die ♀ Blüten in zusammengesetzten oder einfachen Infloreszenzen stehen, die aber auch bis auf eine Blüte verarmen können. Stets beobachten wir in jeder Blüte ein Deckblatt, aufrechte oder umgewendete Ovula in wechselnder Zahl und ein Schutzorgan. Dieses ist in der ganzen Ordnung ein Homologon. Ich halte es daher für angezeigt, von der dreifachen Bezeichnung Arillus, Epimatium und Fruchtschuppe die beiden ersten aufzugeben. Die Fruchtschuppe entsteht stets später als das Ovulum, unterhalb desselben, als Achsenwucherung und zeigt einen charakteristischen Gefässbündelverlauf: aus der Hauptachse treten oberhalb des Brakteenbündels zwei Stränge, die sich zu ersterem invers oder konzentrisch stellen, in seltenen Fällen kurze Zeit mit diesem zu einem konzentrischen Bündel vereinigt sind; sie ziehen dann getrennt durch die Fruchtschuppe und versorgen die Ovula, denen stets die Phloemseite des Bündel zugekehrt ist: sicher spielt hier das ernährungsphysiologische Moment eine Rolle und veranlasst die Drehung der Fruchtschuppenbündel, bis deren Leptom den Samenanlagen zunächst liegt. Die ♀ Blüten aller Koniferen zeigen also einen ähnlichen Bauplan, so daß wir die Gruppe als eine monophyletische bezeichnen können.«

Zusammengesetzte Infloreszenzen sind bei *Torreya* vorhanden; man darf wohl annehmen, daß hier ein ursprünglicher Typus vorliegt, der von älteren Coniferen ausging, die den Charakter einer *Torreya* mit reichblütiger Infloreszenz besaßen; die Fruchtschuppe war bei ihnen taxoid. »Durch Stauchung der zweiblütigen *Torreya*-Infloreszenz können wir uns die *Cephalotaxus*-Blüte mit ihren zwei Ovulis entstanden denken, wobei der Platzmangel auf der Rhachisseite bewirkte, daß die Fruchtschuppe an der Innenseite unterdrückt wurde und eine zygomorphe Ausbildung erlangte.« (Gemeint ist die äußenseitige Anschwellung an der Basis der Samenanlagen.) »Eine Stauchung von reichblütigen *Torreya*-Infloreszenzen führte zu den Blüten der Cupressaceen mit zahlreichen Ovulis; hier bildete sich die c u p r e s s o i d e Schuppe mit ihrer kräftig entwickelten Schuppenachse aus.« Also aus einem *Torreya*-Blütenstand wird eine Einzelblüte, das Blütenstands-Deckblatt wird zum Blütendeckblatt; alle Blättchen am *Torreya*-Blütenstand schwinden und die actinomorphe Schuppe wird einseitig. Die Reduktion etwa bei *Cupressus* ist also weitestgehend, von einer primitiven *Torreya*-ähnlichen Infloreszenz

bleiben nur die Samenanlagen übrig. Es fragt sich, wo sind die einzelnen Achsen hingekommen, die bei *Torreya* je eine taxoide Fruchtschuppe und eine Samenanlage bilden? Bei *Cupressus* ist nur eine Schuppenachse vorhanden, ebenso wie ja auch nach Herzfeld die Abietineen nur eine Schuppenachse haben, an der die 2 Samenanlagen (nicht Einzelblüten) sitzen, deren Carp. ganz reduziert sind, ebenso wie auch *Cryptomeria* nur eine Schuppenachse besitzt, die mehrere Samenanlagen trägt, deren Carp. nach Herzfeld noch als kleine primäre Wülste in der Achsel der Braktee angedeutet werden und später verschwinden, wenn die eigentliche Fruchtschuppe als Achsenwucherung ihr Wachstum beginnt. Mir scheint, daß für die Cupressineen-Blüte ohne Konstruktion derartiger Reduktionen eine einfachere Erklärung nach den gegebenen Tatsachen näher liegt: Wie am Ende von Zweiglein die Laubblätter in Stam. der ♀ Blüte übergehen, so an anderen Zweiglein in Carp. der ♀ Blüte; zum Schutz und zur Ernährung der Samenanlagen bilden die Carp. ± mächtige Innenauswüchse (Schuppenwulst), deren Gefäßbündelversorgung, die ursprünglich nur für die Samenanlagen bestimmt war, entsprechend ± entwickelt und selbstständig werden kann.

Völlig maßgebend für die Beurteilung der Struktur der ♀ Blüte bei den übrigen Coniferen-Gruppen ist die durch die Anamorphosen des Abietineen-Zapfens (vgl. oben) gewonnene Ansicht für Čelakovský (1890). Er fragt sich: »Woher kann man es wissen, ob z. B. *Dammara*, die Podocarpeen, Taxeen ursprünglich einfache oder reduzierte Typen sind? Offenbar nur daher, ob von ihnen die reicher ausgegliederten Formen abgeleitet werden können, oder ob das Umgekehrte der Fall ist. Darüber aber entscheidet im vorliegenden Falle weder die Untersuchung der fertigen Form der eichentragenden Fruchtschuppe und des axillären ♀ Organs überhaupt, noch deren Entwicklungsgeschichte, welche alle Deutungen zuläßt, noch die Anatomie, noch der morphologische Vergleich, für den kein sicherer Ausgangspunkt vorhanden ist, sondern lediglich das vorurteilslose Studium der bei den Abietineen glücklicherweise vorhandenen Anamorphosen.« Sie sind wie in vielen anderen Fällen so auch hier der einzige feste Punkt, von dem aus die weitere Deduktion sicher fortschreiten kann. Nachdem die Deutung der ♀ Blüte der Abietineen durch die Anamorphosen erreicht worden ist, kann diese Deutung auf die anderen Gruppen ausgedehnt werden, was für die Cupressineen und Taxodineen keine große Schwierigkeit bietet. Nicht so leicht aber sind die Konsequenzen für die Taxaceen zu ziehen. Hier kann man zunächst von *Cephalotaxus* ausgehen. Die gepaarten Samenanlagen und der Höcker zwischen ihnen entsprechen der zweisamigen Fruchtschuppe der Abietineen, eine Crista wie bei diesen wird nicht ausgebildet. Der Sproß in der Achsel der Braktee ist »ebenfalls ein nur auf früherer Entwicklungsstufe stehen gebliebener Blütenpuss, bestehend aus zwei auf die blosen Ovula reduzierten Carpiden und aus einem mittleren sterilen, rudimentären Carpide.« Damit ist durchaus *Ginkgo* vergleichbar. Das Ovulum allgemein ist in morphologischer Hinsicht ein reproduktiv ausgebildetes Blattglied; hier sind die Carpiden auf ein einziges Blattglied reduziert (monomer) und können als Ovularblätter oder genauer als Ovularcarpiden bezeichnet werden. Die fruchtschuppenlosen Ovula von *Cephalotaxus* sind eine primitive Struktur, ein Abort einer Fruchtschuppe ist nicht anzunehmen. Bei den Taxeen im engeren Sinne ist das zum Sekundansprößchen terminale Ovulum ebenso ein (hier zu einer zuvor 2—3 Paare von sterilen Schuppenblättern tragenden Achse terminales) Ovularcarpid, während die Blütenprosse aller anderen Coniferen vorblattlos, nur auf (fertile oder teilweise sterile) Carpiden reduziert sind. Die zweiachsige Infloreszenz der Taxeen entspricht der zweiachsigen, zapfenartigen Infloreszenz von *Cephalotaxus* und dem ganzen, die Blüten axillär tragenden ♀ Kurztrieb von *Ginkgo*, bei welcher Gattung die Infloreszenz noch nicht zapfenartig geschlossen ist und die Tragblätter der Blüten noch gewöhnliche Laubblätter (oder Niederblätter) sind. Die Homologie der ♀ »Einzelblüte« von *Cephalotaxus* oder von anderen Coniferen mit dem in der Achsel des Laubblattes stehenden Blütenprößchen von *Ginkgo* ist mehrfach zur Erklärung herangezogen worden, so auch von Vierhapper (1910). Auf die große Arbeit Vierhappers braucht hier nicht im einzelnen eingegangen zu werden (vgl. S. 163), da es ihm wesentlich auf die Systembildung unter Berücksichtigung aller Merkmale und nicht auf die ♀ Struktur im speziellen ankommt. Vierhapper steht auf dem Standpunkt, daß die »Fruchtschuppe« ein Phyllo oder phylloartiges Gebilde ist, das auf einem Achselsproß der Deckschuppe inseriert ist. Er gebraucht den Terminus »Ovularschuppe« (Fruchtschuppe, Epimatium)

oder für die Cupressoideen den Terminus »Ovularwulst«. Der morphologische Wert der Ovularschuppe als Sproß scheint ihm gesichert einmal wegen der teratologischen Vorkommnisse und dann aus phylogenetischen Erwägungen. »Denn die Ableitung der Coniferen von älteren Gruppen, wobei doch vor allem die Ginkgoaceen in Betracht kommen, ist nicht gut anders möglich als dadurch, dass man die zwischen Deckschuppe und Achse der weiblichen Sprosse der *Taxaceae* sowohl als auch der *Pinaceae* befindlichen Gebilde mit den biovulateten Blüten von *Ginkgo* homologisiert. Da nun deren Sproßnatur außer Frage steht, folgt, daß auch die Ovularschuppen der Coniferen, welche bei den Taxaceen zum Epimatium, bei den Pinaceen — oder doch einem Teile derselben — zur Fruchtschuppe werden, sproßbürtig sind.« Man kommt nach Vierhapper von *Ginkgo* zu *Cephalotaxus*, welche Gattung unter allen Coniferen der Gattung *Ginkgo* zunächst steht, der einzigen heute lebenden Sippe, welche man als einen direkten Vorfahren der Coniferen bei aller Verschiedenheit in der Verzweigung, im Holzbau, in der Form und Nervatur der Blätter, Verteilung der Harzgänge in den Blättern, Art der Befruchtung usw. ansehen muß. Ähnlich wird von K. v. Spieß (1902) auf die Übereinstimmung von *Ginkgo* und *Cephalotaxus* hingewiesen, wenn der Autor auch, schon wegen der Spermatozoiden von *Ginkgo*, nicht an nähere Verwandtschaft denkt; der Höcker zwischen den beiden Samenanlagen von *Cephalotaxus* ist das letzte Überbleibsel des zweiten dekussierten Carpellpaars. Mir scheint, daß bei einer Ableitung der Coniferen von *Ginkgo* aus über *Cephalotaxus* keine phylogenetischen Erwägungen, sondern nur schematische Konstruktionen in Betracht kommen können. Die *Ginkgoaceae* sind nicht Vorläufer der heute lebenden Coniferen, die Unterschiede, auf die auch Vierhapper hinweist, sind so schwerwiegender Natur, daß man nicht wagen darf, den Blütenproß von *Ginkgo* zu benutzen, um die morphologische Bedeutung der Fruchtschuppe der Coniferen klarzustellen.

Auch Goebel (1923) geht von *Ginkgo* auf die Coniferen, und zwar direkt auf die Pinaceen über; maßgebend ist für ihn die Übereinstimmung im Jugendzustande und in der Entwicklungsgeschichte. »Eine fertige Samenschuppe einer Abietinee und eine fertige weibliche Blüte von *Ginkgo* sehen recht verschieden aus. Aber, wenn wir die häufigste Form der letzteren (die mit zwei Makrosporangien) in ihrem Jugendzustand mit einer jungen Samenschuppe von *Abies*, *Picea* oder *Pinus* vergleichen, so finden wir eine grosse Ähnlichkeit.« Es ist ihm zwar fraglich, ob die Ginkgoaceen-Coniferen eine einheitliche Gruppe sind. »Aber es ist im Interesse unserer Denk-Ökonomie notwendig, zu versuchen, ob sich in dieser Gruppe nicht ein einheitliches Bild der weiblichen Blüten gewinnen lässt. Ein solcher Versuch wird einen mehr oder weniger subjektiven Charakter tragen, weil die Grundlagen für einen Beweis fehlen und man auf Analogie-Schlüsse angewiesen ist.«

Mir scheint, daß ein Ableitungsversuch dann keinen Wert hat, wenn von vornherein die Verwandtschaft der Gruppen in Frage gestellt wird; dann kann es sich nur um schematische Ableitung handeln, ohne daß Homologien vorhanden sind, ein Vorgehen, zu dem die Diagrammatik leicht verführt. Umgekehrt soll eine sorgfältige Beachtung aller Merkmale die Grundlage dafür ergeben, ob eine Verwandtschaft angenommen werden kann. Ferner scheint mir »das Interesse unserer Denk-Ökonomie« an einem »einheitlichen Bild« durchaus unwesentlich zu sein; wir haben nur die Tatsachen zu untersuchen, die morphologischen Befunde festzustellen und dann auf diese hin eine Gruppenbildung oder eine Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse zu versuchen. Ein »einheitliches Bild« ist dann ein sehr vager Begriff, Zusammenhänge im weitesten Sinne können mit Differenzierung in wichtigen Einzelmerkmalen in Einklang stehen. Ferner sollen die Grundlagen für einen Beweis fehlen; da fragt sich, was heißt überhaupt Beweis in der Morphologie; sind irgendwo in der vergleichenden Morphologie andere Grundlagen für einen Beweis gegeben, als sie hier zur Beurteilung der ♀ Struktur der Coniferen vorliegen? Ein morphologischer Vergleich, dem keine Bedeutung beizumessen ist, ist wohl der zwischen unentwickelten Jugendstadien der *Ginkgo*-Blüte und der Pinaceen-Fruchtschuppe, die »eine große Ähnlichkeit zeigen«.

Die Entwicklungsgeschichte der Fruchtschuppe einer Pinacee ergibt nach Goebel folgende Daten. Sie entspringt in der Achsel eines Deckblattes (der Deckschuppe) ebenso wie eine *Ginkgo*-Blüte blattachselfständig ist. Es beteiligt sich an dem Aufbau der jungen Samenschuppe auch Gewebe der Sproßachse. »Später erscheint die junge Samenschuppe als ein fast die ganze Breite der Deckschuppenbasis einnehmender parallel der Deck-

schuppe gestreckter Wulst von embryonalem Gewebe. Rechts und links an diesem Wulst bildet sich — ebenso wie bei Ginkgo — ein Auswuchs, den wir wie bei Ginkgo als ein rudimentäres Sporophyll (oder ‚Sporophyllrest‘) betrachten, und von dem wir nachweisen wollen, dass er wie bei Ginkgo an seiner Spitze ein Makrosporangium bildet. Die Makrosporangien, deren Spitze anfangs annähernd horizontal steht, werden bald durch überwiegendes Wachstum der Oberkante des Sporophyllrestes nach unten gekehrt. Indes kann man sie nicht etwa als ‚anatrop‘ (wie die vieler Angiospermen) bezeichnen.« Diese allgemeinen Sätze werden nun durch genauere Beschreibung der Entwicklung bei *Pinus montana* erläutert. Die Beschreibung beginnt mit dem Satz: »Die Samenschuppe erscheint zunächst als ein quergestreckter Wulst in der Achsel der Deckschuppe.« Dieses Stadium soll nach den obigen allgemeinen Sätzen ein »späteres« sein. Oben heißt es: Sie entspringt in der Achsel eines Deckblattes. Diese Annahme wird durch Beschreibung und Abbildungen nicht bewiesen. Der quergestreckte, die ganze Breite der Deckschuppe einnehmende Wulst kann ebenso gut ein Auswuchs der Deckschuppe (als Carpell) sein, wie Eichler auch aus der Entwicklungsgeschichte folgert.

Folgen wir der Entwicklung der Fruchtschuppe bei *Pinus montana* nach Goebel weiter. Später kann man an ihr drei Teile unterscheiden, einen mittleren, der dann spitz auswachsend zur Crista wird und zwei seitliche. Letztere hielt Strasburger für Blatthöcker, in deren Achsel je ein Makrosporangium entstehen sollte. Es zeigt sich nun aber, dass die Makrosporangien aus ihrer Spitze hervorgehen. Die Höcker entsprechen also den rudimentären Sporophyllen wie bei Ginkgo und tragen wie diese nur eine, terminale Samenanlage. Später wird das Makrosporangium durch einen Auswuchs der abaxialen Seite (x) auf die Oberseite der Fruchtschuppe verschoben. Bei *Abies* und anderen fehlt die Crista, die wohl ein drittes, steriles Sporophyll darstellt.

»Eine Sprossachse kommt bei dem in der Achsel der Deckschuppe entspringenden axillären Gebilde, aus welchem die Samenschuppe hervorgeht, nicht zur Ausgliederung. Wir haben es zu tun mit zwei (oder wenn man die ‚Crista‘ von *Pinus* als ein steriles drittes betrachten will mit drei) Sporophyllen, welche den axillären Wulst aufzubauen, also von Anfang an in Verbindung miteinander stehen. Die Sporophylle bilden an ihrer Spitze je ein Makrosporangium. Unterhalb jedes Makrosporangiums entsteht ein Sporophyllauswuchs, parallel der Deckschuppe...« Die Sporophyllauswüchse »treten von Anfang an miteinander verbunden auf, bei *Pinus* vereinigen sie sich hinter der ‚Crista‘. Da sie sowohl nach oben als auch seitlich nach unten von den Makrosporangien auftreten, so werden diese später auf die Oberseite der Samenschuppe verschoben.« Die von Herzfeld als Achsenwucherung betrachtete Fruchtschuppe (vgl. oben) ist also für Goebel aus den Sporophyllen entstanden. Bei *Araucaria* ist der Sporophyllauswuchs auf die »Ligula« reduziert, bei *Dammara* fehlt er ganz. Bei den Cupressineen sind Zapfen vorhanden, die aus Schuppen bestehen, in deren Achseln aufrechte Samenanlagen stehen. Diese Schuppen schließen später die Samen ein. Es fragt sich nun, ob sie einfache Blattgebilde sind oder ob sie aus einer Verschmelzung von Deck- und Samenschuppen hervorgehen. »Das Verhalten von *Cryptomeria japonica* spricht für die letztere Annahme. Es ist deutlich ausser der Deckschuppe eine in mehrere Zipfel endigende ‚Samenschuppe‘ vorhanden. Diese kann auch hier als aus den Auswüchsen der Makrosporangienstiele (also nach der vorgetragenen Auffassung der Sporophyllreste) hervorgegangen betrachtet werden, nur tritt der Auswuchs entsprechend der aufrechten Stellung der Samenanlage auf deren Außenseite auf.« Die Fruchtschuppe ist also auch hier nach Goebel nicht aus der Deckschuppe, sondern aus dem »Stiel« des Sporangiums hervorgegangen,

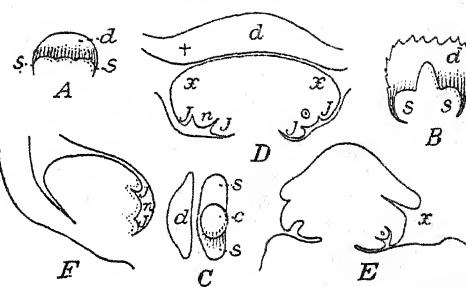


Fig. 111. *Pinus montana*. A Deckschuppe (d) mit junger Fruchtschuppe, s Anlage der Sporophylle. B Etwas älteres Stadium, s Sporophyllreste. C Querschnitt, c Crista. D Älteres Stadium im Querschnitt, i Integument, n Nucellus. E Noch älter, Querschnitt tiefer, x Auswuchs, der die Samenanlage später auf die Oberseite der Fruchtschuppe verschiebt. F Längsschnitt. (Nach Goebel, Organographie.)

aber bei dessen dauernd aufrechter Stellung nur einseitig nach der Deckschuppe zu. Nun sollte man meinen, daß, da das Verhalten bei *Cryptomeria* »die Verschmelzung von Deck- und Fruchtschuppe« annehmen läßt, von Goebel der überall vorhandene Wulst an der Schuppe der Cupressaceen als Fruchtschuppe gedeutet wird, doch heißt es gleich darauf: »Bei *Juniperus* sind sie (d. h. die Sporophyllauswüchse) ganz unterdrückt — die Makrosporangien werden von den fleischig werdenden, interkalar vergrößerten Deckschuppen (mit denen keine Andeutungen von Sporophyllauswüchsen vereinigt sind) umwachsen. Es ist nicht notwendig, dass die Unterdrückung der Sporophyllauswüchse und Ersatz durch eine stärkere Deckschuppenentwicklung bei den einzelnen Formen wie z. B. *Chamaecyparis* ... jemals im Verlauf der Einzelentwicklung nachweisbar ist. Wir müssen uns begnügen damit, dass wir uns ein Bild machen können für das Zustandekommen der einzelnen Blütenformen, oder — was auf dasselbe hinauskommt — für deren inneren Zusammenhang.« Danach müßte also die Schuppe dieser Cupressaceen einfach sein. Auch die ♀ Blüten der Taxaceen (eingeschlossen die Podocarpaceen) lassen sich von denen von *Ginkgo* ableiten, zunächst *Cephalotaxus*, bei welcher Gattung man sich nur die Blütenachse von *Ginkgo* bis zum Verschwinden verkürzt zu denken braucht. Wenn von den beiden Makrosporangien nur eines übrig bleibt, kommt man zu *Phyllocladus*; der »Arillus« entspricht dem Sporophyllauswuchs der Abietineen. Bei *Podocarpus* ist der Sporophyllauswuchs nur einseitig entwickelt. Bei *Taxus* und *Torreya* haben die Blüten Blütenhüllen. Die beiden Paare gekreuzter Schuppen unterhalb der Samenanlage bei *Torreya* ebenso wie die drei Paare bei *Taxus* gehören zur Blüte und entsprechen den Blattgebilden, die bei den Gnetaceen die Blütenhülle darstellen. Die Samenanlage entspringt am Ende eines terminalen, stark reduzierten Sporophylls. Dieses verrät bei *Taxus* »sein Dasein auch dadurch, dass es nach der Befruchtung einen becherförmigen Auswuchs, den (vorher schon als Ringwall angelegten) Arillus entwickelt. Denn der Basalteil der Samenanlage, aus welchem dieser Arillus entspringt, entspricht ja gerade dem Rest des Sporophylls.« »Es fragt sich, wie wir das Zustandekommen der Blütenhülle bei *Torreya* und *Taxus* auffassen sollen. Da man sie nicht wohl einfach als Knospenschuppen betrachten kann — solche sind ja bei *Taxus* ohnedies schon vorhanden — so sind, wie mir scheint, nur zwei Möglichkeiten gegeben. Entweder sie entsprechen steril gewordenen Sporophyllen, wie sie ausnahmsweise auch bei *Ginkgo* auftreten. Oder die einzelne weibliche Blüte von *Torreya* und *Taxus* ist einem ganzen Blütenzapfen von *Cephalotaxus* homolog, dessen unterste 3 oder 4 Deckblätter steril geworden sind, während das Makrosporangium terminal geworden ist.«

### §) Der Zapfen als Einzelblüte.

Die mannigfachen Deutungen der ♀ Blüte der Coniferen, die bisher vorgetragen wurden, haben das gemeinsam, daß die Deckschuppe als Braktee und die Fruchtschuppe als Achselsproß angesehen wird, daß danach also der Zapfen ein Blütenstand ist. Zunsten dieser von den Pinaceen ausgegangenen Theorie wurden alle ♀ Strukturen ± schematisch gedeutet, die Einheitlichkeit im »Bauplan« der Coniferenblüte sollte aufgezeigt werden. Demgegenüber steht die von mehreren Forschern vertretene Ansicht, daß der Coniferenzapfen einer Einzelblüte entspricht, daß also an einfacher Achse direkt Sporophylle stehen. Ich erwähne zunächst Julius Sachs (Lehrbuch der Botanik [1868]). Sachs nimmt überall die Blattbürtigkeit der Samenanlage an, er hält sie auch im Falle von *Taxus* oder den Cupressaceen nur für scheinbar terminal oder axillär. Dafür spricht, daß bei den verwandten Cycadeen die Samenanlagen Blattgebilde sind und daß auch bei den Angiospermen ihre Blattnatür nicht zweifelhaft ist; es ist nun nicht wahrscheinlich, daß innerhalb der Phanerogamen in einem so wichtigen morphologischen Verhältnis Verschiedenheit herrscht. Bei *Juniperus* entsprechen die drei mit dem obersten Schuppenwirbel alternierenden Samenanlagen den ganzen Sporophyllen, bei den anderen Cupressaceen gehören die scheinbar axillären Samenanlagen wohl der Blattbasis der Schuppe (= Carpell) an. Bei den Pinaceen ist die Braun-Gasparysche Ansicht von der Natur der Fruchtschuppe zurückzuweisen: »Diese Ansicht setzt zunächst voraus, dass die Schuppe ein axilläres Gebilde sei; dagegen ist nun aber zu bemerken, dass sie (bei *Abies pectinata*) gleich bei ihrem ersten Erscheinen nicht axillär ist, sondern als eine Protuberanz des sogen. Deckblattes auftritt; dies Verhalten ist sehr deutlich. Aus dieser Protuberanz sprossen später die Samenknoten hervor. Ich bin daher geneigt, die samenk-

tragende Schuppe weder für ein Blatt, noch für einen Zweig, sondern einfach für eine Excrescenz des sogen. Deckblattes zu halten, dieses letztere wäre somit das eigentliche Carpell und die Schuppe weiter nichts als eine mächtig entwickelte Placenta; in diesem Falle aber ist die Axe des Zapfens eine blosse Blüthenaxe, der Zapfen selbst nicht eine Inflorescenz, sondern eine einfache Blüthe, die nach dem einfachen Plan der männlichen Abietineenblüthe gebaut ist.» In seiner Ansicht wird Sachs bestärkt durch den von M o h l beschriebenen androgynen Blütenzapfen von *Pinus alba*, bei dem die Deckschuppen unten durch Staubblätter ersetzt waren und Übergangsgebilde vorkamen. In der vierten Auflage des Lehrbuches (1874) wird für mehrere Gruppen der Coniferen eine scharfe Stellungnahme vermieden und wesentlich eine Darstellung der tatsächlichen Verhältnisse gegeben. »Bei *Ginkgo* und *Taxus* finden sich keine Blattgebilde neben der Samenanlage, die man als Carpelle deuten könnte.» »Bei *Podocarpus* und *Phyllocladus* können die kleinen Schuppen, aus deren Axeln die Samenknoten entspringen, als Carpelle betrachtet werden, wenn man es für nöthig hält, solche überhaupt anzunehmen. Bei *Juniperus communis* alternieren die Samenanlagen mit dem oberen dreigliedrigen Blattquirl und würden so ihrer Stellung nach selbst als metamorphosierte Blätter zu betrachten sein; es heißt aber gleich darauf, daß die Blätter des oberen Quirles, die später die Samen einschließen, als Carpelle bezeichnet werden können. Bei den anderen Cupressaceen sind die Carpelle deutlich: »Die Samenknoten der Cupressineen stehen zuweilen scheinbar in den Axeln der Carpelle, es ist aber zuweilen deutlich, dass sie aus diesen selbst, tief unten an ihrer Insertion, aber auch höher oben entspringen; sie sind aufrecht gestellt.» Die Deutung der Fruchtschuppe bei den Pinaceen als »Protuberanz« der Deckschuppe oder Placenta bleibt bestehen: »Demnach ist der ganze Zapfen eine Blüthe mit zahlreichen, kleinen, offenen Carpellen (den bisher sogen. Deckblättern), die von ihren samentragenden Placenten (Schuppen) im Wachstum weit überholt werden.«

Der eifrigste Vertreter der Theorie von der Blütenatur des Zapfens ist dann Eichler (1881), der seine früheren, unter dem Einfluß von A. Braun gewonnenen Anschauungen (vgl. S. 127) erheblich revidierte. Für die Fruchtschuppe oder die ihr homologen Bildungen des ♀ Coniferenzapfens finden wir nunmehr bei ihm die Ausdrücke: Innenauswuchs oder Ligula oder Excrescenz oder Arillus.

Den Ausgangspunkt für seine Untersuchungen bilden die Araucarien. Bei *Dammara* wird man, wenn man ohne vorgefaßte Meinung den Sachverhalt untersucht, ein einfaches Blatt mit einer Samenanlage auf der Innenseite konstatieren. »Von einem zweiten innern Organ, das seinerseits erst das Ovulum produzierte, ist hier keine Spur vorhanden; das vom mittleren Schuppenbündel zum Ovulum abgehende Zweiglein, das man wohl für eine solche Spur angesprochen hat (Van Tieghem, Strasburger), ist nichts weiter, als dasselbe Bündelchen, das wir überall vom Carpell zum Ovulum abgehen sehen, wo letzteres mit Fibrovasalgewebe zu versorgen ist; auch erinnere ich, dass es bei den sterilen Schuppen fehlt. Allein die Umkehrung seiner Tracheen, denen der Schuppenbündel entgegen, sollte diese nicht etwas zu bedeuten haben? Wir kommen hier auf einen Punkt, der mich zu einer kleinen Abschweifung nötigt. Doch sei das Ergebniss derselben gleich vorausgestellt; es ist der Satz, dass überall, wo ein Blatt flächenständige Producte bildet, die mit Gefäßbündeln zu versorgen sind, letztere ihre Elemente umkehren. Dies gilt sowohl für Producte der Ober- als der Unterseite.«

An *Dammara* schließt sich am nächsten die Gattung *Araucaria* an, bei der die Samenanlage an der Schuppe angewachsen ist. Oberhalb der Basis der Samenanlage findet sich meist ein zahnförmiger Fortsatz. Er ist als ein ligularer Auswuchs des Fruchtblattes zu betrachten. Auch bei *Cunninghamia* haben wir es mit einem einfachen Blatt zu tun, der innere Hautsaum ist wieder »nichts anderes als eine Art Ligula«. Eichler rechnet sowohl *Cunninghamia* wie *Sciadopitys* zu den Araucarieen. So finden wir bei letzterer Gattung gleichfalls ein »einziges Blatt mit ventraler Excrescenz.« »Nur erhält letztere hier die Gestalt eines dicken, breiten Wulstes, der den eigentlichen Gipfel des Blattes (die äußere Schuppe) überragt und so allerdings den Eindruck eines besonderen, unterwärts angewachsenen Organs macht. Bei solcher Ausbildung ist es begreiflich, dass er auch mit einem kräftigeren Gefäßbündelsystem, als in den vorhergehenden Fällen, ausgestattet wird . . .« Größer noch wird der Unterschied zwischen der »Deckschuppe« und »Fruchtschuppe« bei den Abietineen, aber auch hier ist, wie auch das entwicklungsgeschichtliche und anatomische Verhalten zeigt, die Fruchtschuppe

nur ein allerdings enorm entwickelter Innenauswuchs der Deckschuppe, beide zusammen stellen also nur ein Blatt dar. »Diese Meinung wird von vielen Morphologen nicht geteilt, und da gerade bei den Abietineen der Anschein dafür spricht, dass zwei differente Organe vorhanden sind, so sind sie vielfach zum Ausgangspunkt für die Theorie von der Duplizität der Coniferenschuppen genommen worden.« Eichler sucht die Einwände zu widerlegen, die gegen die Ex crescenz-Theorie gemacht worden sind. So wendet er sich auch gegen die Anschauung, daß die von Stenzel u. a. beschriebenen Anamorphosen beweisend dafür seien, daß die Fruchtschuppe aus 2 oder 3 ersten Blättern einer sonst unentwickelten Achse gebildet wird. Er meint, daß neben der Fruchtschuppe ausnahmsweise eine Axillärknospe auftritt; »durch den Druck aber, welchen dieselbe zwischen den dicht zusamengeschlossenen Zapfenschuppen ausübt, vermag sie den gleichzeitig und in unmittelbarer Contiguität mit ihr auftretenden Innenauswuchs der Deckschuppe in 2 Lappen zu zertheilen, die sich nunmehr wie ihre ersten Blätter ausnehmen.« Man wird diese Kritik Eichlers, die auch von Čelakovský zurückgewiesen wurde, nicht gerade als glücklich bezeichnen können. Die Beweiskraft der Anamorphosen wird nur gelegnet werden können, wenn man ihnen prinzipiell ihre Bedeutung nimmt (vgl. oben).

Bei den Taxodineen (*Sequoia*, *Taxodium* usw.) liegen nunmehr auch keine Schwierigkeiten für die Deutung der ♀ Schuppe vor; sie besitzen teils eine deutliche Innenschuppe, teils nur eine Anschwellung der äußeren Schuppe; ebenso wenig wie in den vorigen Gruppen haben diese die Bedeutung eines selbständigen Organes. »Die Zapfenschuppen sind daher auch bei den Taxodineen als offene Carpelle, die Zapfen als Einzelblüthen zu betrachten.« Die Zapfenschuppen der Cupressineen haben keinen differenzierten Innenauswuchs mehr, sie erscheinen entweder ganz einfach oder nur mit einer stärkeren oder schwächeren Innenanschwellung. Bemerkenswert ist, daß die Samenanlagen so dicht an der Basis der Zapfenschuppen stehen, daß man sie ebenso gut als axillär bezeichnen kann. »Die Grenze zwischen Stengel (Axe) und Blatt läßt sich hier nicht sicher genug bestimmen, ist vielleicht überhaupt nicht so scharf, um bei einem mit breiter Basis im Winkel der Zapfenschuppe sitzenden Eichen, wie sie uns hier begegnen, entscheiden zu können, welchem von beiden Theilen es eigentlich entstamme.« Obwohl also die Zapfenschuppen nicht mit Sicherheit als Erzeuger der Ovula anzusprechen sind »und vielleicht nur Deck- oder Schuttblätter derselben repräsentieren«, so müssen sie doch als offene Carpelle angesehen werden, und der Zapfen ist dann wieder eine Einzelblüte.

Der Übergang von blattbürtigen zu axillären Samenanlagen, der bei den Cupressineen auftritt, ist nun besonders für die Erklärung der Taxaceen-Blüte von Bedeutung. Bei den Podocarpaceen nimmt Eichler zunächst den Terminus Arillus auf. »Auch muß erwähnt werden, dass in beiden Gattungen (d. i. *Microcachrys* und *Dacrydium*) das Ovulum mit einer äußeren Hülle ausgestattet wird, in Form eines lockeren, unterhalb des Ovulum offenen oder niedrigeren Sacks, der zur Blüthezeit noch kurz, hauptsächlich erst später heranwächst, fleischig und farbig wird und so den Charakter eines Arillus zur Schau trägt.« Mit der Fruchtschuppe wird dies von mir als Epimatium bezeichnete Gebilde nicht homologisiert, vielmehr soll es bei *Podocarpus* den Charakter eines zweiten äußeren Integumentes annehmen. Bei *Podocarpus* geht Eichler aus von *P. dacrydioides*, bei welcher Art Carp. und Epimatium verwachsen sind. »Das umgewendete Ovulum entspringt auf der Innenfläche des Carpells, dicht unter dem Gipfel und ist mit ersterem seiner ganzen Länge nach verschmolzen. Der Arillus von *Dacrydium* zeigt sich dabei schon zur Blüthezeit in Form eines äusseren Integumentes, das für die ganze Gattung constant bleibt und seinen Integumentcharakter noch dadurch bestätigt, dass es später auftritt als das innere, seine Verwandtschaft mit dem Arillus aber insofern, als es in der Reife gewöhnlich fleischig und farbig wird.« »Denken wir uns bei der genannten Art (d. i. *P. dacrydioides*) das Ovulum von seinem Fruchtblatt bis tief herunter abgespalten, das freie Ende des letzteren dabei bedeutend reduziert und also vom Ovulum überragt, so haben wir im Wesentlichen das Verhalten der Arten der übrigen Sektionen von *Podocarpus*. Das Ovulum erscheint bei denselben somit anatrop und ist auch nichts anderes, als ein gegenläufiges Eichen, das frei unter dem Gipfel des Fruchtblattes (auf der Innenseite natürlich) entspringt.« Diese Auffassung Eichlers, nach der bei *Podocarpus* eine anatrop Samenanlage mit zwei Integumenten vorliegt, ist sehr eigen-

tümlich. Ein dem Funiculus der anatropen Samenanlage vergleichbares Gebilde ist nicht vorhanden; vielmehr sitzt die Samenanlage, wie bei den Pinaceen auf der Fruchtschuppe, so hier auf dem stark entwickelten Epimatium, das um sie herumgeschlagen ist. Wenn wir von Formen wie *Saxegothaea* ausgehen, so sehen wir, daß bei stärkerer Entwicklung des Epimatiums die Samenanlage immer mehr auf dieses übertritt und mit ihm verbunden wird, von einem anatropen Ovulum im Sinne der Angiospermen kann keine Rede sein.

Sind nun bei diesen Gattungen die Samenanlagen noch entschieden blattbürtig, so sind sie bei *Phyllocladus* deutlich axillär; der ganze Zapfen ist aber wie bei den Cupressineen eine Einzelblüte. Die Samenanlagen haben einen Arillus. »Stellt man sich vor, dass die Carpelle von *Phyllocladus* zur Unmerklichkeit verkümmerten und gewöhnlich nur 2 Eichen in der Blüthe entwickelt würden, so entsteht das Verhalten von *Ginkgo* und *Cephalotaxus*. Erstere Gattung zeigt dabei diese 2-eigen, zuweilen aber auch mit 3 und 4 Eichen ausgestatteten Blüthen auf langen Stielen in den Winkeln der Laubblätter; bei *Cephalotaxus* sind die Blüthen ohne Stiel, also sitzend, über Hochblättern zu ährenartigen Infloreszenzen versammelt.« Der Analogie mit *Ginkgo* wegen wird also hier von Eichler der Zapfen von *Cephalotaxus* im Gegensatz zu dem Zapfen etwa der Cupressineen als Blütenstand angesehen. Von der »Einzelblüte« von *Cephalotaxus* (Deckblatt + 2 Samenanlagen) ausgehend, versucht nun Eichler die Blüte von *Taxus* und *Torreya* zu deuten. »Denkt man sich in den 2-eigen Blüthen von *Cephalotaxus* die Deckblätter\* der Ovula wieder entwickelt, die Ovula selbst auf besonderen, wenn auch sehr kurzen Axen emporgehoben und diese dabei mit 2 decussierten Hochblattpaaren besetzt, so resultiert die Inflorescenz von *Torreya*; bei *Taxus* erhalten die Ovularsprosschen, von denen jedoch gewöhnlich nur eines ausgebildet ist, noch ein drittes Blattpaar und ihr gemeinsamer Träger statt zweier Hochblätter deren 8—13, von welchen das oberste den Ovularspross bringt.« Bei dieser Ableitung von *Cephalotaxus* mit den 2 Samenanlagen ist das Auftreten von gewöhnlich 2 Blüten oder Blütenanlagen bei *Taxus* und *Torreya* überschätzt, bei *Taxus* können 1—3 Sekundansprosschen mit Blüten in spiraliger Folge entwickelt sein (vgl. bei den Taxaceen). Meiner Ansicht nach ist *Cephalotaxus* mit den beiden Gattungen durchaus nicht verwandt. Schwerwiegender bei dieser Ableitung Eichlers ist noch die bedenkliche Annahme, daß aus dem Carp., das die Samenanlage auf der Fläche trägt oder mehr axillär erzeugt, nun ein Deckblatt für ein Blütenprosschen werden soll. »Da bei *Taxus* und *Torreya* sonach die Ovula am Ende selbständiger beblätterter Sprosse auftreten, so können sie nicht mehr zusammen zu einer Blüthe gerechnet, sondern jedes muß für sich als Einzelblüthe betrachtet werden. Das Blatt welches diesen Ovularspross in der Achsel hat, verliert dadurch auch den Charakter als Carpell und erhält die Bedeutung eines Deckblattes.« Um diese Wandlung der Bedeutung des Carp. zu rechtfertigen, um die Anschabung zu ermöglichen, daß das Ovulum einmal »Dependenz eines Blattes, das andere Mal blattwinkelständig, also wohl ein metamorphosierter Axillarspross, das drittemal terminaler Abschluß einer beblätterten Axe« sein soll, muß Eichler die auch von ihm in den »Blütendiagrammen« vertretene Foliartheorie Čelakovskýs aufgeben, nach der die Samenanlage immer einem Blattsegment entspricht. Sie ist das auf die Phanerogamen vererbte und ± umgestaltete Makrosporangium der höheren Kryptogamen und wie dieses eine Bildung sui generis; es kann seinen Ursprung sowohl am Stengel wie am Blatt nehmen oder auch auf der Grenze beider, also in der Blattachsel. Folgt man hierin Eichler, nimmt man an, daß die Samenanlage bei den Coniferen ursprünglich blattbürtig oder achsenbürtig sein kann, so ist damit nicht gesagt, daß das Blatt, in dessen Achsel der samenanlagen-tragende Sekundansproß von *Taxus* und *Torreya* steht, einem samenanlagen-tragenden Carpell anderer Coniferen homolog ist, die dahin gehende Ableitung von Eichler ist höchst problematisch. Bei den anderen Coniferen kann man, wenn auch die Samenanlagen ± an der Blattbasis stehen, diese auf ein Carpell beziehen, hier haben wir eine terminale Samenanlage an einem beblätterten Sproß, Übergänge zwischen beiden Strukturen sind nicht vorhanden.

Noch weiter als Eichler in bezug auf die Zurückführung der Blütenstände von *Torreya* und *Taxus* auf Einzelblüten geht K. Schumann (1902). Er betrachtet den Zapfen von *Cephalotaxus* als Einzelblüte; die Sporophylle tragen am Grunde zwei Ma-

\*) Deckblätter = Carpelle.

krosporangien. »Wenn wir nun annehmen, dass sich die Axe des Zapfens streckt, dass also nicht mehr die dachziegelförmig sich deckenden Sporophylle den genügenden Schutz für die Ovula abgeben können und dass um diesen Schutz an der freien Rhachis zu gewinnen, zunächst ein Paar transversale Primärblätter hinzutreten und dass die Ovula noch weiter mit 2 Paar Hüllblättern versehen werden: so erwächst das Verhältnis, welches wir an den weiblichen Sprösschen von *Torreya* beobachtet haben.« Das Deckblatt des Blütenpäckchens von *Torreya* ist also das Sporophyll, an dem, phylogenetisch gesprochen, einstmals die Makrosporangien entstanden sind, die Blüten sind als weiter fortgebildete Makrosporangien anzusehen. Diese Ansicht, erklärt der Autor, wird dem Formalisten unter den Morphologen geradezu ungeheuerlich erscheinen, aber der »geläuterte Vergleich« mit den verwandten Pflanzenformen wird sie begründet erscheinen lassen, wenn man in der Neubildung eine physiologisch notwendige Hülle sieht. Bei *Taxus* muß dann entsprechend das Laubblatt, in dessen Achsel das Blütenpäckchen steht, das ursprüngliche Carp. sein; die eine Blüte des Päckchens ist fast regelmäßig abortiert. Ich glaube nicht, daß der Erklärungsversuch Schumanns bei den Morphologen viel Beifall finden wird; auch hier ist nicht bedacht, daß bei *Taxus* gar kein Blütenpäckchen vorliegt. Im übrigen vertritt Schumann durchaus den Standpunkt Eichlers, daß die Zapfen der Coniferen Einzelblüten sind, und daß die Fruchtschuppe ein ligularer Auswuchs des Carp. (= Deckschuppe) ist. Von Interesse sind die Ausführungen Schumanns über die Stellung der Samenanlagen bei den Cupressaceen. Diese sitzen nicht unmittelbar auf den Sporophyllen, sondern »nehmen ihren Platz am Grunde in der Achsel des Sporophylls ein.« In der Gattung *Juniperus* (inkl. *Sabina*) sind bemerkenswerte Schwankungen in Zahl und Stellung der Samenanlagen vorhanden. Schumann untersuchte zunächst genauer *J. sabina*. Hier wird das »eigentliche Blütchen« gewöhnlich von zwei Paaren dekussierter Blätter gebildet, von denen die unteren Samenanlagen erzeugen und zwar bald zwei, bald nur eine. Zwei Samenanlagen fand Schumann stets, »wenn das obere Paar der Sporophylle in genau oder fast genau rechtwinkliger Kreuzung zum unteren Paar stand. Nicht immer wird aber diese Disposition eingehalten, häufig ist der Winkel, unter dem sich die Medianen durch beide Blattpaare schneiden, ein schiefer. Dann schiebt sich die eine Flanke der oberen Blätter vor die benachbarte Flanke der unteren und legt sich an den Ort, welchen ein Ovulum einzunehmen pflegt. Nun entstehen der Zeit nach die Elemente des oberen Paares früher als die Ovula. Ist der Platz, an dem ein Makrosporangium sonst erscheint, durch die Blattflanke besetzt, so tritt an diesem Orte niemals ein Ovulum auf; das Makrosporophyll wird uniovular.« Nun kann ferner noch die Zahl der Ovula, wie aus den Abbildungen von Berg und Schmidt hervorgeht, auf eines reduziert sein, das dann endständig ist. (Schumann fand solche Form nicht bei *J. sabina*, er hätte aber daran denken können, daß bei mehreren Arten von Sekt. *Sabina* normal nur eine Samenanlage vorhanden ist.) Die Samenanlage ist dann achsenbürtig; »es kann kein Sporophyll mehr hypostasiert werden, wenn man nicht an dem durchaus dogmatischen, bisher unbewiesenen Satze a priori festhält, kein Ovulum ohne Fruchtblatt . . . .« Dass einmal in der Vorfahrschaft einer Pflanze mit Terminalblüten alle Blüten axillär gewesen sind, dass mit anderen Worten früher einmal die Inflorescenz mit einem blinden Axende ausgelaufen sein kann, das will ich gern zugeben, wenn aber der Blütenstand eine Endblüte erhalten hat, dann hat er eben eine, und wir haben gar keinen Grund sie wegzinterpretieren.« Das gilt nun auch für *Juniperus communis*, bei welcher Art die drei Samenanlagen terminal zwischen den drei obersten Schuppen stehen; wenn man hier, wie z. B. Eichler, von Fruchtblättern mit seitlichen Samenanlagen reden will, so wird rein formalistisch eine doppelte Verschiebung angenommen, »einmal eine solche, die das Ovulum von dem Fruchtblatt herunterbrachte, und zweitens eine solche, welche es neben das Fruchtblatt stellte.« Die enge Verwandtschaft mit den *Sabina*-Arten macht die Annahme von Vorfahren mit Makrosporangien nötig, die zu einem Blatt in enger Beziehung standen. Nunmehr aber sitzen die Samenanlagen auf der Achse, es gibt also »ohne jede Frage echt axenbürtige Ovula ohne Sporophyll.«

Diese von Schumann entwickelte Ansicht über die Achsenbürtigkeit der Samenanlagen bei *Juniperus*-Arten besagt nun nichts über die Natur der ♀ Blüte von *Taxus* und *Torreya*. Für *Juniperus* kann man nach den Prinzipien der vergleichenden Morphologie annehmen, daß, wenn einige Arten einzeln oder zu dritt stehende wirklich terminale

Samenanlagen besitzen, diese Formen aus solchen hervorgegangen sind, bei denen die Samenanlagen zu einem Carp. gehören; im Umkreis naher Verwandtschaft zeigen sich alle Variationen der Stellung; die terminale Stellung kann im Laufe der Phylogenie festgestellt worden sein. Für *Torreya* und *Taxus* kennen wir keine Verwandten, bei denen man die Samenanlagen auf ein Carp. beziehen kann; die Zurückführung auf *Cephalotaxus*, wie sie Schumann gibt, ist eine Konstruktion »formalistischer« Morphologie, gegen die Schumann, der nur den »geläuterten« Vergleich zwischen phylogenetisch zusammengehörigen Typen gelten lässt, sonst immer ankämpft.

Eine wesentlich andere Anschauung über die Natur der Fruchtschuppe entwickeln Delpino und Penzig; ich gebe das wesentliche mit den Worten von Penzig in seiner Pflanzen-Teratologie (1894 und 1922) wieder: »Delpino endlich vervollkommenet die von Sachs und Eichler angebahnte Theorie, verwirft aber die Deutung der Fruchtschuppe als Excrescenz. Er betrachtet sie dagegen als ein Verwachungsprodukt zweier Seitenlappen des Carpelles: die Fruchtblätter der Coniferen sind nach ihm in den meisten Fällen dreitheilig; und während der mittlere Lappen steril bleibt (meist in Form einer Deckschuppe, bei *Ginkgo* aber als Laubblatt), verwachsen die beiden seitlichen vor dem Mittellappen zu einem Doppelgebilde, einem Samenträger, welcher in den Abietineen (als Fruchtschuppe) und bei *Ginkgo* frei, in anderen Gattungen aber der Ventralseite der Deckschuppe angewachsen ist. Besonderer Anerkennung hat sich diese Theorie von Delpino nirgends zu erfreuen gehabt.

Nach Besssey (1902) ist die Fruchtschuppe der Pinaceen ein rückwärtiger Auswuchs der Gewebe der Chalaza-Gegend der Samenanlagen. Zunächst ist anzunehmen, daß der Zapfen einer Cupressus-Art oder einer Kiefer etwas morphologisch Gleichwertiges ist. Wenn die Megasporangien bei *Pinus* erscheinen, bilden sie rundliche Zellgruppen, die von der axillären Region an der Basis der jungen Conus-Schuppe ausgehen, später findet die Differenzierung in Samenanlage und Fruchtschuppe statt. Eine sichere Abgrenzung von Samenanlage und Fruchtschuppe ist nicht vorhanden, die Gewebe gehen ineinander über. Daraus kann man wohl nach Besssey die oben angegebene Deutung der Fruchtschuppe folgern. Demnach geht die Fruchtschuppe von der Samenanlage aus, sie ist keine neue Struktur. Bei den Cupressaceen ist der Zapfen normal, d. h. die Megasporangien stehen an den Carpellen. Bei den Pinaceen ist der rückwärtige Auswuchs so groß, daß die Carpelle bedeutend übertroffen werden. Zusammenfassend gibt Besssey folgende Formulierung: »The microsporangial and megasporangial cones are strictly homologous, and in the latter the sporophyll enlarges or remains small just as the chalazal development of the megasporangium into a scale is less or more pronounced.«

In eigenartiger Weise sucht Kirstein (1918) die Blütenatur des Coniferenzapfens zu beweisen, indem er auf sero-diagnostischem Wege entfernte Beziehungen zu den Selaginellaceen feststellt und nun wegen dieser Beziehungen zu den ligulaten Gefäßkryptogamen in der Fruchtschuppe eine Ligula sieht. »Von den Abietineae wurden drei Formen, nämlich *Abies pectinata*, *Picea excelsa* und *Pinus silvestris*, als Ausgangspunkte der Immunisation und damit als Zentra der Untersuchung gewählt. Es zeigte sich, dass alle drei Gattungen nach dem physiologisch-chemischen Verhalten ihres Eiweiss sich so nahe stehen, dass kaum ein Unterschied in der Reaktion vorhanden war, ob die Immunsera einer der Spezies mit den Auszügen derselben Art oder mit den Auszügen aus den Samen einer der beiden anderen Gattungen zur Verwendung kamen. Dies deutet darauf hin, dass die Abietineae eine besondere fest geschlossene Gruppe darstellen, deren Formen sich phylogenetisch noch recht nahe stehen.

Immerhin ist, wenn auch nicht in der gegenseitigen Reaktion, so doch in den Fernreaktionen nach anderen Formenkreisen hin, zwischen *Abies pectinata* einerseits und *Picea* + *Pinus* anderseits ein kleiner Unterschied zu beobachten gewesen.

Mit *Abies* allein gelang, um das Wichtigste zuerst zu erwähnen, die Fernreaktion nach Selaginella hin. Sie wurde mit NaOH-Extrakt von Sporen der Arten *Selaginella caulescens* gewonnen, die mit Schmirgel-Pulver zerrieben waren, sodass der Inhalt dem Lösungsmittel zugänglich wurde. Diese Reaktion war zwar nur schwach, aber ganz unzweideutig. Etwas weniger deutlich, aber gleichfalls noch genügend beweisend war die Reaktion mit ebensolchem Extrakt von *Selaginella Martensii*... Die Reaktion von *Abies* nach Selaginella hin ist von sehr großer Bedeutung. Sie zeigt, dass der Anschluss der Coniferen nicht an die Cycadaceae geht. Mit *Cycas* wurde keinerlei Reaktion, weder

von der einen, noch von der andern Seite her, gewonnenen, obgleich die Cycas-Samen keinerlei technische Untersuchungs-Schwierigkeiten bieten und reiche Eiweiss-Ausbeute bieten. Nach diesem Ergebnis haben wir in den Abietineae die ursprünglichsten der heute lebenden Gymnospermen zu sehen. Ihr Anschluss an die Selaginellaceae selbst ist zwar unwahrscheinlich und noch von keinem Forscher behauptet worden. Schon die Struktur der Coniferen-Stämme mit ihren hof-getüpfelten Holzelementen und ihrem Dickenwachstum lässt sich mit den bei den Selaginellaceae vorliegenden Verhältnissen nicht vereinigen. Wohl aber haben wir in den Selaginellaceen als einer der beiden überlebenden Formen der Lycopodiales ligulatae Verwandte der Lepidodendraceen vor uns, bezüglich deren bereits von Seward, von völlig anderen Gesichtspunkten ausgehend, wahrscheinlich gemacht wurde, dass sie in die Ascendenz der Coniferen gehören.

Allerdings sieht Seward diese Verwandtschaft zwischen den Lepidodendraceae und den Araucarieae, deren nahe Verwandtschaft mit den Pinaceae mir wegen der völlig mangelnden Serum-Reaktion zweifelhaft erscheint. Dass aber die Araucarieae zu den Coniferen gehören ist noch nie in Zweifel gezogen worden und für meine Anschauungen ist allein von Bedeutung, dass von Seward der Anschluss einer unzweifelhaften Conifere an die Lycopodiales ligulatae, nicht an die Cycadales und demnach den Filicineen-Stamm angenommen wird.

Wird nun die Abstammung der Coniferen, gleichviel welcher Gruppe derselben, von den Lycopodiales ligulatae angenommen, so ergiebt sich die Homologie, dass die Tragschuppe der Abietineae dem Makrosporophyll, die Fruchtschuppe der Ligula homolog sein muss. Die morphologische Erklärung dieser Gebilde, wie sie von Sachs, Eichler und Masters vertreten wird, wäre demnach als zu Recht bestehend anzuerkennen. Auch Seward hat bereits diese Folgerung gezogen, und ich schließe mich ihr vollständig an.

Damit ist zunächst der alte Streit über den morphologischen Charakter des weiblichen Coniferen-Strobilus, ob er eine Blüte oder eine Infloreszenz darstelle, zu Gunsten seiner Blütenatur entschieden.«

Die reziproke Reaktion von *Selaginella* zu den Coniferen wurde später von Guttman nachgewiesen (1924). Kirstein hebt besonders scharf die Ligula-Natur der Fruchtschuppe hervor, wodurch die Beziehungen zu den ligulaten *Lycopodiales* zum Ausdruck kommen; er meint, daß die Fassung Eichlers unklar ist, denn dieser sei von Schleiden beeinflußt, der in der Fruchtschuppe ein Plazentargebilde sah. Danach wäre dann dies Organ den großen morphologischen Kategorien entrückt und zu einem Auswuchs minderer Dignität, einer Emergenz, gestempelt. Ein solcher Auswuchs der Tragschuppe könnte sehr wohl von den Coniferen, sogar von einzelnen ihrer Tribus, erworben sein und würde keine vergleichenden Ausblicke weder nach der Ascendenz noch nach der Descendenz der Coniferen nötig machen. Ich muß gestehen, daß diese Ausführungen Kirsteins keinen sehr überzeugenden Eindruck machen und glaube in der Tat, daß die Fruchtschuppe oder das Epimatum oder die Ligularschuppe oder der Schuppenwulst bei den Coniferen eine Neuerwerbung, eine den Coniferen durchaus eigentümliche Bildung ist, die bei der Gymnospermie dem Schutz und der Ernährung der Samenanlagen dient und in den einzelnen Familien der Gruppe eine ganz verschiedene Ausbildung erfahren hat. Ligular-Bildungen treten in sehr verschiedenen Verwandtschaftskreisen auf, und wir können die Fruchtschuppe der Coniferen dieser morphologischen Kategorie zurechnen; kaum anwendbar ist die Bezeichnung für die Cupressineen, bei denen sich allmählich ein dicker Wulst aus dem unteren Teil der Oberseite des Sporophylls herausbildet; gerade diese Form des Sporophyllauswuchses scheint mir dafür zu sprechen, daß der Auswuchs überall bei den Coniferen ein Gebilde *sui generis* ist. Natürlich muß dann nach Kirstein wieder Reduktion vorliegen. Die bei den Pinaceen so schön ausgebildete Ligula wird dann »im Lauf der Entwicklung« mehr und mehr reduziert. Die Reduktion beginnt bereits bei den Taxodieen, wo Makrosporophyll und Ligula kaum mehr als spezielle Organe ausgebildet sind, und schreitet zu den Taxaceen und Cupressaceen fort.

Im allgemeinen kann ich mich nach dem Studium der Arbeit Kirsteins des Eindruckes nicht erwehren, daß die durch die sero-diagnostische Methode gewonnenen Ergebnisse noch nicht so sicher sind, daß durch sie die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Coniferen und die Abstammungsbeziehungen der ganzen Gruppe einwand-

frei geklärt würden. Von *Abies alba* aus ist eine »Fernreaktion« zu *Selaginella* gelungen, nicht von anderen Pinaceen oder anderen Coniferen aus; daraus wird der weitgehende Schluß gezogen, daß die Abietineen auf einer Entwicklungslinie von den Lycopodiales ligulatae liegen, die dann zu den Magnoliaceae führt, zu denen ebenfalls eine Fernreaktion gegeben ist (»der Anschluss der Magnoliaceae und damit der Ranales an die Abietineae gesichert«); von den Abietineen als ursprünglichsten der heute lebenden Gymnospermen (excl. Cycadeen) gehen dann alle andern Gruppen (incl. *Ginkgoaceen* und *Ephedra*) aus. Nun ergaben aber die Versuche mit *Araucaria* ein durchaus negatives Ergebnis, weder zu den Cycadeen noch zu irgendwelchen Coniferen ließen sich auf sero-diagnostischem Wege Beziehungen feststellen. »Ich kann nur sagen, dass Immunsera, die von den Abietineae aus *Selaginella*, *Magnolia* und *Ginkgo* zu erreichen erlaubten, keinerlei Anschluß an *Araucaria* gaben«\*). Trotzdem hält Kirsstein nach »den übrigen Eigenschaften« der Araucarieen und der typischen Coniferen für wahrscheinlich, daß sie monophyletisch sind. »Die Abzweigung der Araucarieae von der Linie Lycopodiales ligulatae—Abietineae kann sehr tief, direkt über den Lycopodiales ligulatae, stattgefunden haben, sodass trotz gleichen Ursprungs die Eiweissverwandtschaft mit den Abietineae nicht mehr durch Reaktion von diesen aus zu erkennen ist.« Auf die Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Coniferen-Gruppen nach Kirsstein will ich nicht weiter eingehen; eine morphologische Ableitung der Blütenformen der einzelnen Gruppen im Zusammenhang mit den Eiweiß-Reaktionen wird versucht, auf andere Merkmale, als die der ♀ Blüte wird nicht Rücksicht genommen. Ich will noch die Deutung von *Cephalotaxus* und *Taxus* erwähnen. Der Zapfen von *Cephalotaxus* ist eine Blüte. »Ich sehe in dem Gewebehöcker zwischen den Ovula von *Cephalotaxus* den Rest der schon bei den Taxodieae geminderten Ligula. Die Ligula als bei den Abietineae zum Träger der Ovula gewordenes Organ, bildet zunächst die Ovula selbst, dann erst den sichtbar bleibenden Teil oder besser Rest ihres Körpers aus.« An *Cephalotaxus* schließt sich *Taxus* serologisch an. Das »terminale« Ovulum von *Taxus* ist den lateralen Ovulis von *Cephalotaxus* homolog. Es muß also unter Verkümmern der bei *Cephalotaxus* noch stark entwickelten Achse der ♀ Blüte bei *Taxus* ein Organ scheinbar endständig geworden sein, das bei *Cephalotaxus* noch lateral war. Das zur Samenanlage gehörige Sporophyll ist eins der Schuppenblätter des obersten Paars am ♀ Seitenzweiglein, das andere Blättchen desselben Paars ist ein steril gebliebenes Sporophyll; das gleiche gilt von den Schuppenblättern der anderen beiden Paare. Die Ligula ist völlig abortiert.

Wir sahen oben, daß die Autoren, die überall den Zapfen der Coniferen als Blütenstand betrachten, meist von den Pinaceen ausgegangen sind und um die Einheit des »Bauplanes« bei den Coniferen zu retten, mit gewagten Konstruktionen, bei denen weitestgehende Reduktionen eine Rolle spielen, überall die sekundären Achsen zu erkennen gesucht haben. Betrachtet man ohne vorgefaßte Meinung unbefangen einen Blütenzapfen einer Cupressacee oder einen solchen von *Saxegothaea* und *Microcachrys*, so wird man nur den Eindruck gewinnen können, daß hier eine Blüte mit einer Anzahl von Sporophyllen vorliegt. So urteilt auch Tison (1909), der vom Studium von *Saxegothaea* ausgeht. Er nimmt an, daß durch Vermittlung von *Saxegothaea* die Podocarpaceen mit den Araucarieen in Verbindung gebracht werden können. Der Gefäßbündelverlauf spricht auch dafür; dieser weist auch auf die Annahme eines Blattes (Sporophyll) mit Anhang hin, spricht also gegen die Sproßnatur des Epimatiums, der Ligula der Araucarien und dann auch der Fruchtschuppe. »A mon avis, on peut considérer l'ensemble de ces deux systèmes comme appartenant à une même feuille qui différerait des feuilles végétatives par la présence d'un appendice ovulifère.« Alle drei Gebilde sind homolog. Der Autor beobachtet, daß das Epimatium bei *Saxegothaea* mit dem Sporophyll verwachsen und nur am oberen Ende frei ist. Das ist ähnlich wie bei den Araucarien. *Microcachrys* vermittelt dann den Übergang zu den anderen Podocarpoideen. Bei dieser Gattung entwickelt sich das Sporophyll nur noch unter der Samenanlage, die aber noch teilweise von seinem Ende bedeckt wird. Dann, bei *Podocarpus*, tritt eine weitgehende Entwicklung des Epimatiums gegen-

\*.) Umgekehrt hat neuerdings W. Mischke mit *Araucaria*-Immunserum positive Reaktionen einerseits zu *Abies Nordmanniana*, *Picea excelsa*, *Pinus peuce*, anderseits zu *Selaginella* und *Lycopodium clavatum* erhalten, während andere Gymnospermen negativ reagierten (W. Mischke, Serodiagnostische Untersuchungen über strittige Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gymnospermen und über den Anschluß von *Ceratophyllum*, in Botan. Archiv XI [1925] 104—145).

über dem Sporophyll ein. So kann man nach Tison annehmen, daß wenigstens bei den Araucarien und Podocarpaceen im Conus eine einfache Blüte vorliegt. Aber dies bleibt dann auch wohl für den Zapfen aller Coniferen bestehen und es gilt »l'opinion d'après laquelle cette écaille est une dépendance de la bractée mère et qui, par suite, tend à faire considérer le cône des conifères comme une fleur simple«.

Für beide für die ganze Gruppe einheitlichen Auffassungen des Conus als Blüte oder Blütenstand ergeben sich bedeutende Schwierigkeiten; geht man von Cupressaceen oder Podocarpaceen aus, so wird man geneigt sein, im Conus eine Einzelblüte zu sehen, geht man von den Pinaceen aus, so werden die aus den Anamorphosen sich ergebenden Argumente für viele Morphologen so viel Beweiskraft haben, daß sie dem Conus hier einen zusammengesetzten Bau zuschreiben. Diese Schwierigkeiten haben dazu geführt, daß von einigen Forschern ein in diesem Sinne einheitlicher Bauplan bei den Coniferen nicht angenommen wurde, d. h., daß im Zapfen bald eine Blüte, bald ein Blütenstand erblickt wird, daß also die Schuppen des Zapfens bald Deckblätter, bald Carpelle sind.

### v) Der Zapfen als Blüte oder Blütenstand.

Hier ist Velenovský zu erwähnen (1903 und 1910). Wir sahen schon oben, daß dieser Morphologe den in den Arbeiten von Stenzel und Čelakovský ausgedrückten Ansichten über die Natur der Fruchtschuppe der Pinaceen zustimmt, doch meint er, daß die Sproßtheorie der Fruchtschuppe sich nicht allgemein auf alle Coniferen anwenden lassen kann. Der Zapfen kann zusammengesetzt oder einfach sein; eine Braktee und eine Fruchtschuppe besitzen z. B. die Pinaceen, einfache Zapfenschuppen dagegen z. B. die Araucarien und *Sequoia*. Die einzelnen Gruppen der Coniferen verhalten sich nun nach Velenovský folgendermaßen. Unter den Taxaceen haben die Gattungen der Podocarpeen eine einfache Blüte, die Samenanlagen sind mit einem Arillus versehen und sitzen an den Schuppen der ersten Achse. Bei *Phyllocladus* ist es nicht klar, ob das Eichen zu der Stützschuppe (dem Fruchtblatt) gehört, aber bei der Gattung *Microcachrys* ist es nicht nur an diese Schuppe angewachsen, sondern auch an derselben hoch hinaufgerückt, so dass es, verkehrt, erst unterhalb des Endes der Schuppe hervorkommt. Aus diesem Umstande können wir mit Recht die Folgerung ableiten, dass das Eichen auch dort, wo es nicht deutlich mit der Schuppe zusammenhängt (*Taxus*), dennoch zu einer Schuppe gehören muß. Bei *Taxus* und *Torreya* nun befinden sich die Samenanlagen im Gegensatz zu den Podocarpeen an der Achse zweiter Ordnung. Die ursprünglich in der Schuppenachsel sitzende Samenanlage ist bei diesen Gattungen terminal geworden, weil der Achsenansatz »vollkommen zur Verkümmерung gelangte«. Der ♀ Zapfen von *Cephalotaxus* ist wohl durch Reduktion aus dem Blütenstand von *Torreya* hervorgegangen; jede Samenanlage repräsentiert somit eine Blüte, die Achse und die sterilen Schuppen sind durch Reduktion verschwunden.

Der Zapfen der Pinaceen ist zusammengesetzter Natur; Velenovský schließt sich der Ansicht an, »dass in der Achsel der Braktee ein Spross aufwächst, dessen erste zwei Schuppen sich in Fruchtschuppen verwandeln, welche dann zusammenwachsen und eine einzige axillare Fruchtschuppe vorstellen, nachdem die übrigen Bestandteile des Achselsprosses spurlos zur Absterben gelangten.«

Die Araucariaceen haben einfache Fruchtschuppen, der Zapfen ist eine Einzelblüte. Velenovský ist dabei der Ansicht, daß das kleine Schüppchen von *Araucaria* nicht den morphologischen Wert einer Ligula hat, wie sie an den Blättern von *Isoetes* und *Selaginella* vorkommt. Er meint, daß die mit der Ligular-Natur des Schüppchens von *Potonie* und anderen begründeten Abstammungsbeziehungen der Araucarien zu den ligulaten *Lycopodiaceae* schon deshalb nur Phantasiegebilde sind, weil die sogen. Ligula zur Samenanlage gehört. »Dieses Ligularanhängsel ist wohl nur als ein Auswuchs aus dem Integument des Ovulums anzusehen und hat gewiss auch keine besondere morphologische Bedeutung, da es bei einigen Araucarien entwickelt ist, bei anderen verschwindet und bei der *Agathis* überhaupt fehlt. ... Die Ligula bei *Isoetes* und *Selaginella* gehört dem Blatte an und kommt allgemein auf allen Blättern vor, die Ligula der Araucarien gehört dem Ovulum und kommt auf den vegetativen Blättern der *Araucaria* nicht vor« (1903; 1910 wird sogar darauf hingewiesen, daß »ja doch auch das flügelige Anhängsel der Gattung *Agathis* denselben Ursprung hat« [d. h. aus dem Integument]). Mit den

Araucarien ist auch *Cunninghamia* verwandt, bei welcher Gattung die Ligula »aus jedem der drei Eichen herauswächst«.

Bei den Cupressaceen ist es nicht jedem Zweifel entrückt, ob die Schuppe einfacher oder zusammengesetzter Natur ist. 1903 war Velenovský der letzteren Ansicht. Die Sproßtheorie soll auch »bei den meisten Cupressineen recht augenscheinlich hervortreten, indem die unterstützende Braktee mit ihrer freien Spitze und mit den deutlich herablaufenden Rändern ein mit der Fruchtschuppe zusammengewachsenes Phyllom darstellt.« Dann wird darauf hingewiesen, daß der Fruchtzapfen von *Sequoia* zwar dem von *Cupressus* sehr ähnlich sieht, daß er aber eine ganz abweichende morphologische Bedeutung hat, indem er aus einfachen Fruchtblättern besteht, während bei *Cupressus* der Zapfen zusammengesetzt ist und die Brakteen den Fruchtschuppen angewachsen sind. Später (1910) ändert Velenovský seine Ansicht und schreibt den Cupressaceen einen einfachen Blütenzapfen zu, da in der Jugend die Schuppe ganz einfach und den sterilen, gewöhnlichen Schuppen an der Basis der ♀ Blüten ähnlich ist. »Erst infolge der Befruchtung fängt der Wall an der Innenseite der genannten Schuppe sich zu wölben an und aus diesem Walle entsteht dann das Schildchen oder der Kamm. Es ist also die sogenannte Apophyse nur als ein sekundäres Produkt oder als ein Auswuchs aus der eigentlichen Fruchtschuppe anzusehen.« Damit stimmen auch die meist zu den Taxodiaceen gerechneten Gattungen *Sequoia* und *Athrotaxis* überein. Anders *Cryptomeria* und *Taxodium*. *Cryptomeria* hat eine Fruchtschuppe wie die Pinaceen, also einen zusammengesetzten Zapfen, die Zähne der Crista entsprechen Fruchtblättern (nach der Auffassung von Celakovský); auch bei *Taxodium* (und *Glyptostrobus*) wird wohl die Schuppe »aus zwei Teilen zusammengewachsen sein, indem sie am Vorderrande tief gekerbt erscheint und in der Mitte der Apophyse eine abstehende, flache Spitze zeigt.«

Ebenso wie die Anomalien im Zapfen als Argument für die Blüten *st a n d s* natur der Pinaceen (auch von Velenovský) benutzt worden sind, so weist anderseits Velenovský auf das Vorkommen von androgynen Zapfen bei *Sequoia* hin, die hier die Natur als Einzelblüte erweisen sollen (1903): Die Zapfen waren am Grunde ♂, an der Spitze ♀ und wiesen in der Mitte alle Übergänge zwischen ♀ Schuppen und Stam. auf. Dabei kamen Schuppen vor, die außen am Grunde Sporangien, innen auf der Fläche aber entwickelte Samenanlagen trugen. Diese androgynen Schuppen waren einfach, eiförmig lanzettlich, flach, blattartig. In der oberen Region der androgynen Zapfen standen auch solche Stam., die schon ganz die normale Form hatten, trotzdem aber noch auf der Innenseite 1—2 rudimentäre Samenanlagen trugen. Diese Stam. sind offenbar einfache Phyllome. »Es ist daher evident, dass hier die Fruchtschuppe mit dem Staubblatt homolog ist, und dass also die Fruchtschuppe aus einer Braktee und einer Fruchtschuppe nicht zusammengewachsen ist. Wir sehen in diesen höchst interessanten androgynen Blüten der *Sequoia sempervirens* einen direkten Beweis (keine Spekulation!), ein direktes Faktum für die Deutung der einfachen Fruchtschuppe der Gattungen: *Agathis*, *Araucaria*, *Cunninghamia*, *Sequoia*, *Arthrotaxis*, *Sciadopitys*.« Im Gegensatz dazu weisen androgynie Zapfen von *Larix* nach Velenovský auf den *z u s a m m e n g e s e t z t e n* Zapfen hin: »Hier entwickeln sich die Staubäckchen nur auf den stützenden Brakteen, während die Fruchtschuppe nur Ovula auf der Innenseite trägt. Nirgends kommt ein solcher Fall vor, wo z. B. auch die Fruchtschuppe an der Basis der Außenseite die Staubäckchen trägt. Daraus ist wohl ersichtlich, daß die Braktee und die Fruchtschuppe von verschiedener morphologischer Natur sind. Die Braktee gehört der ersten, die Fruchtschuppe der zweiten Achse der Blüte an.«

Daß nun dieselbe Schuppe des Zapfens bei Pinaceen, wenn auch nicht die Fruchtschuppe, Mikro- und Megasporangien tragen kann, ist von Göbel (Organogr. p. 1497) gezeigt worden. Göbel beobachtete bei *Picea alba* ♀ Blütenzapfen, die oben ♂ wurden. Dabei trat die Fruchtschuppe immer mehr zurück und bildete nur noch eine Anschwellung auf der Oberseite der Deckschuppe, an der aber noch Samenanlagen auftraten. »Wenn die Ausbildung der Samenschuppe ganz unterbleibt (trotzdem aber noch Baumaterial für Mikro- und Makrosporangien vorhanden ist), dann werden die Deckschuppen zu Mikrosporophyllen, die an der Basis sehr häufig noch verkümmerte Samenanlagen (kenntlich an der Integumentbildung) tragen. Und zwar an ihrem R a n d e, während die Mikrosporangien auf der Unterseite standen. Das wurde öfters beobachtet. Der von Mohl ‚beinahe vermutete‘, von anderen als unmöglich bezeichnete Fall, daß ein und das-

selbe Blatt Mikro- und Makrosporangien (letztere freilich nur in verkümmter Ausbildung) trage, kommt also wirklich vor.« Es scheint Goebel nicht angebracht, aus den Tatsachen weitergehende Schlüsse für die Deutung der normalen Gestaltung zu ziehen. »Wer es tun will, würde wohl zu dem Ergebnis kommen, dass die Deckschuppen der weiblichen Blütenzapfen Sporophylen homolog sind und dass die Samenschuppen deren basale Anschwellung darstellen.« Goebel ist, wie oben erwähnt, anderer Ansicht; es ist aber von Interesse, zu sehen, wie die Anomalien in den einen oder anderen Sinne ausgenützt werden können.

Sehr scharf wird die verschiedene Natur des Zapfens als Blüte oder Blütenstand dann von Lotsy (1911) hervorgehoben, der die ganzen Coniferen danach in *Florales* und *Inflorescentiales* einteilt. Zu den ersteren gehören die *Podocarpineae*, *Araucarineae*, *Cupressineae*, zu den letzteren *Taxineae*, *Taxodineae*, *Abietineae*.

»Es fragt sich also zunächst, wie wir die Coniferen einteilen sollen. Nun fällt es bei näherer Betrachtung alsbald auf, dass die weiblichen Fruktifikationen, welchen wir in dieser Gruppe begegnen, zwei morphologisch verschiedenen Typen angehören. Vergleichen wir, um uns zunächst auf kegeltragende Formen zu beschränken, den Kegel einer *Cupressus* mit dem einer *Abies*, so fällt die Verschiedenheit sofort auf. Bei *Cupressus* finden wir im Kegel eine Achse, welche nur eine Art schuppenförmiger Gebilde trägt. Diese Schuppen tragen an ihrer Oberseite die Ovula, die Makrosporangien also, und sind demnach Sporophylle. Der *Cupressus*-Kegel ist folglich ein Strobilus, eine Blume. Ganz anders der *Abies*-Kegel. Statt nur einer Art schuppenförmiger Gebilde zu tragen, trägt hier die Kegelachse deren zwei, nämlich sterile, spitze und schmale Schuppen, sogenannte Deckschuppen, und fertile, breite und stumpfe Schuppen, sogenannte Samenschuppen, welche letzteren die Ovula oder Makrosporangien tragen. Diese Samenschuppen stehen in den Achseln der Deckschuppen, und da „Folium in axillo folii“ unbekannt ist, liegt es auf der Hand, anzunehmen, dass die Samenschuppe ein umgebildetes Achsenorgan ist. Der *Abies*-Kegel wäre demnach eine Infloreszenz. Daraus wird sofort klar, dass der Kegel einer *Cupressus* und der einer *Abies* verschiedene Dinge sind, indem es sogar bei oberflächlicher Betrachtung auffällt, dass erstere nur eine, letztere aber zwei Arten von Schuppen trägt.«

Da die Podocarpaceen nach Lotsy zu den Floralen gehören, kann natürlich das Epimatium nicht der Fruchtschuppe der Pinaceen homolog sein. Wir sahen oben, daß für Velenovský das Epimatium ein Arillus ist, für Lotsy ist es ein äußeres Integument. »Nur ganz junges Material und Berücksichtigung des Gefäßbündelverlaufes können hier entscheiden, und da scheint es mir bei *Saxegothaea* wenigstens außer Zweifel, dass wir es nur mit einem anatropen Ovulum zu tun haben, dessen äusseres Integument nur an der freien Seite des Ovulums entwickelt ist, wie dies bei den anatropen Ovulis überhaupt üblich ist.« Schon Schumann u. a. hatte eine solche Ansicht geäußert. Sie erscheint mit der Tatsache des stufenweisen Hinaufrückens der Samenanlage auf das Epimatium (*Saxegothaea* bis *Podocarpus*) nicht verträglich; bei *Podocarpus* umgibt nicht nur das Epimatium die Samenanlage, sondern diese sitzt, vom Integument umgeben, mitten auf der gebogenen Fläche des Epimatiums, wie bei den Pinaceen die Samenanlagen auf der Fruchtschuppe sitzen. Der Gefäßbündelverlauf, auf den Lotsy anspielt, bietet gar keine Stütze für seine Ansicht. Ferner ist dann jede Homologisierung nicht nur mit den Pinaceen, sondern auch mit den anderen Gruppen ausgeschlossen. So haben nach Lotsy wohl auch die Araucarien eine Einzelblüte, aber natürlich kein äußeres Integument; die Schuppe ist ein einfaches Sporophyll, bei *Araucaria* haben wir dann eine »sogenannte Ligula«.

Ahnliche Anschaulungen wie Lotsy hat auch Thompson (1909) betreffs der »Floralen« und »Inflorescentialen«. Er hält das Sporophyll bei den Podocarpaceen für eine einfache Bildung ebenso wie bei *Araucaria*. Die Tatsache, daß die Samenanlagen bei *Saxegothaea* manchmal auf der Unterseite stehen, deutet nach ihm auf die Abstammung von Formen hin, bei denen diese Stellung vorhanden war; ebenfalls deutet darauf hin die laterale Position der Samenanlagen bei *Cycas*. Ebenso nehmen die Autoren, die die Fruchtschuppe der Pinaceen für einen Kurztrieb ansehen, an, daß die Samenanlagen auf der Unterseite der Sporophylle stehen. Wir haben zwei große Gruppen von Coniferen »the simple- and the complex-scale series (aplo- and diplosporophyllous forms)«.

**R e s u l t a t:** Die im Vorstehenden gegebene Betrachtung über die morphologische Bedeutung der ♀ Struktur der Coniferen läßt die so auffallende Meinungsverschiedenheit der Autoren in der Gesamtauffassung und in Einzelfragen erkennen. Meist wird Wert gelegt auf eine einheitliche Erklärung des Zapfens, auf eine Homologisierung seiner einzelnen Teile bei den verschiedenen Gruppen, seltener werden die trennenden Momente in den Vordergrund gerückt. Die Art der Auffassung von Zapfen und Fruchtschuppe ist phylogenetisch von nicht geringer Bedeutung, sie bedingt wesentlich die Anschauungen über den verwandtschaftlichen Zusammenhang der einzelnen Coniferen-Gruppen und über die Beziehungen der Coniferen im ganzen zu den Ginkgoaceen, Cycadeen und eventuell in weiterer Entfernung zu den *Lycopodiaceae*, sie ist auch von Bedeutung für die Frage nach der Entstehung der Angiospermen-Blüte.

Ich bin nach Erwägung aller vorgebrachten Gründe und Gegengründe der Meinung, daß die Gesamtauffassung von Eichler zu Recht besteht, nach der der Coniferen-Zapfen ein Blütenzapfen ist, und dementsprechend ist auch die Terminologie überall im folgenden systematischen Teil angewandt. Diese Meinung habe ich stets für die Podocarpaceen vertreten. Geht man in der Betrachtung des Zapfens vorurteilslos von den Familien der Cupressaceen und Podocarpaceen aus, so wird man ohne Zweifel dahin geführt, in ihrem Zapfen ein einfaches Aggregat von Sporophyllen zu sehen und nur die Morphologen, die von den Pinaceen ausgehend, sich hier von der zusammengesetzten Natur des Zapfens überzeugt haben, haben, um die Einheitlichkeit des Grundplanes im Aufbau zu retten, ihre Auffassung auf die Blüten der Cupressaceen und Podocarpaceen übertragen. Umgekehrt erscheinen mir die Schwierigkeiten nicht unüberwindlich, die bei den Cupressaceen gefestigte Anschauung des Blütenzapfens auch bei den Pinaceen zur Geltung zu bringen. Epimatium, Schuppenwulst und Fruchtschuppe sind für mich einheitlichen Ursprungs, so verschieden auch die Ausbildung dieser Carpell-Exrescenzen ist; dagegen ist nicht erwiesen, daß sie der Ligula der ligulaten *Lycopodiaceae* homolog sind. Ist man der Ansicht, daß die Anamorphosen der ♀ Pinaceen-Zapfen einen untrüglichen Beweis für ihre Blütenstandsatur bilden, so bleibt nichts weiter übrig, als die Coniferen in Florale und Inflorescentiale zu scheiden. Man wird sich aber schwer entschließen, im *Araucaria*- oder *Cupressus*-Zapfen etwas wesentlich anderes zu sehen als im *Abies*-Zapfen; ferner besteht die große Unsicherheit, zu welcher der beiden Abteilungen die einzelnen Gattungen der Taxodiaceen dann überhaupt zu rechnen sind.

So bleibt nur die Annahme eines gemeinsamen Grundplanes auf der Basis der Blüten-natur des Zapfens. Die Fruchtschuppe (Ligularschuppe, Epimatium, Schuppenwulst) ist ein den Coniferen eigentümliches Organ zum Schutz und zur Ernährung der Samenanlage, seine Bildung steht mit der Gymnospermie im engen Zusammenhang. Die Möglichkeiten seiner Ausbildung haben wir in den Entwicklungsstufen bei den Podocarpaceen vor Augen. *Saxegothaea* und *Microcachrys* sind primitivere Typen, die ♀ Blüte ist ein Zapfen mit einer größeren Zahl von Carp., das Epimatium ist noch schwach entwickelt, die Samenanlage steht auf dem Carp. *Dacrydium* bietet dann den Schlüssel für das Verständnis der Struktur bei *Podocarpus*. Wir sehen, daß das Epimatium im Verhältnis zum Carp. immer größer wird, daß die Samenanlage auf das Epimatium übergeht und von diesem ± eingehüllt wird. Bei Formen wie *Dacrydium Bidwillii* schließt das Epimatium die Samenanlage, die schon durch die Biegung des Epimatiums eine inverse Stellung erhalten hat, völlig ein; die Zahl der Carp. ist reduziert. Von dieser Struktur bis zu der von *Podocarpus* ist nur ein Schritt; der einzige Fortschritt liegt in dem Verwachsen des Epimatiums mit dem Integument der Samenanlage, das für *Podocarpus* charakteristisch ist. Die einzelstehenden Samen sind hier durch das dicke Epimatium geschützt und fallen auch mit diesem zusammen ab, bei den anderen Gattungen werden die Samen schließlich frei. Das Carp. ist immer sehr klein. Im Gegensatz dazu sorgt das große Carp. für den Samenschutz bei *Araucaria*, bei welcher Gattung der Same mit dem Carp. vereint bleibt; die Ligularschuppe ist nur unbedeutend entwickelt, sie fehlt ganz bei *Agathis*, und es bleibt zweifelhaft, ob man darin ein ursprüngliches Verhalten oder eine Rückbildung sehen soll; der Same löst sich vom Carp. los. In Bezug auf den Einschluß der reifenden Samenanlagen, die dann später nach Auseinanderfallen der Schuppen frei werden, entspricht der *Agathis*-Zapfen biologisch dem gleichfalls zerfallenden von *Abies*, doch besteht der wesentliche Unterschied, daß die zusammenschließenden Zapfenschuppen bei *Agathis* von den Carp., bei *Abies* wie überall bei den Pinaceen

von den Fruchtschuppen gebildet werden. Bei den meisten Pinaceen-Gattungen bleiben die Fruchtschuppen flach, doch ist durch ihr Übereinanderfallen bei gedrängter Stellung der Schluß des jungen Zapfens gesichert; von diesem Typus aus, der auch noch einigen Sektionen von *Pinus* eigentümlich ist, geht bei dieser Gattung die Entwicklung weiter zur Bildung dicker Apophysen, die schildförmig an der Zapfenoberfläche aneinanderschließen; die Vereinigung kann bis zum dauernden Schluß des Zapfens bei einigen Arten gehen. Der Vergleich mit *Cupressus* liegt nahe, aber hier wird das Schild von Carp. und Schuppenwulst gemeinsam gebildet, während bei *Pinus* das Carp. ganz klein bleibt und die Fruchtschuppen allein den Zapfen zusammensetzen. Der Schuppenwulst der Cupressaceen ist fast überall für den Zapfenschluß von Bedeutung, doch ist hervorzuheben, daß er nicht der Träger der Samenanlagen oder Samen ist; diese bleiben aufrecht an der Basis des Carp. stehen, der Schuppenwulst bildet sich über ihnen und geht dann über die Spitze der Samenanlagen hinaus, so daß beim Zusammenschluß der Wülste mehrerer Carp. die jungen Samen völlig eingeschlossen werden. Am engsten bleibt der Zusammenschluß bei *Juniperus*, bei welcher Gattung die Zapfen sich überhaupt nicht mehr öffnen, während sonst die trockenen Schuppen schließlich auseinanderweichen. Man kann wohl den Schuppenwulst als Excrescenz des Carp. mit der Pinaceen-Fruchtschuppe homologisieren, doch ist er in seiner Bildung wesentlich von dieser verschieden, indem er die Samenanlagen an ihrer Stelle läßt und sich über ihnen entwickelt. Es hat keinen Sinn, im Vergleich mit den Pinaceen von einer Verwachsung von Frucht- und Deckschuppe bei den Cupressaceen zu reden, wie öfters geschieht; vielmehr geht der Schuppenwulst, oberhalb der Basis des Carp. sich erhebend, gewöhnlich frei weit über dieses hinaus, so daß dann die freie Spitze des Carp. am Rücken der Zapfenschuppe steht, im unteren Teil des Carp. dagegen, wo die Samenanlagen stehen, ist gar kein Schuppenwulst vorhanden. Bei den Taxodiaceen sind teils die Schuppenwülste (Fruchtschuppen), teils die Carp. von größerer Bedeutung für den Aufbau des Zapfens.

Nach allem scheint mir die Struktur des ♀ Zapfens darauf hinzuweisen, daß die einzelnen Familien der Coniferen weiter voneinander phylogenetisch getrennt sind, als gewöhnlich vorausgesetzt wird. Sie sind nicht voneinander abzuleiten, sie stehen als Endglieder getrennter Entwicklungsreihen nebeneinander; man kann die ♀ Strukturen miteinander vergleichen und ihre Homologien feststellen, man kann einen gemeinsamen entfernten Ursprung annehmen, doch wird man vergeblich eine Über- und Unterordnung in einem Stammbaum versuchen. Vielleicht sind stärkere Trennungslinien zwischen den übrigen Gruppen und einerseits den Araucariaceen, anderseits den Taxaceen (*Taxus*, *Torreya*) zu ziehen. Besonders die Taxaceen bieten bei der Deutung ihrer ♀ Sprößchen die größten Schwierigkeiten. Bei den anderen Gruppen lassen sich die Samenanlagen auf ein Carp. beziehen; sind sie in einzelnen Formenkreisen von *Juniperus* endständig, so kann man in Hinblick auf die verwandten Formen mit vor den Carp. stehenden Samenanlagen annehmen, daß die terminale Stellung eine Progression jüngern Datums unter Ableitung von der normalen Stellung ist. Anders liegt der Fall bei *Taxus* und *Torreya*, wo nähere Verwandte fehlen, die einen Vergleich zulassen. Die Samenanlage ist hier terminal an einem sekundären Sprößchen, ihr gehen einige Paare von gegenständigen Blättchen an diesem Sproß voraus. Soll man auch hier ein Carp. supponieren oder an eine echt und ursprünglich terminale Stellung denken, wodurch die beiden Gattungen (eventuell auch *Cephalotaxus*, wenn man deren Blüten vom *Torreya*-Typus ableitet) weit von den anderen Coniferen abrücken? Die Meinungen darüber sind geteilt. Zunächst seien die Ansichten einiger Autoren erwähnt, die die Samenanlage auf ein Carp. beziehen. De Haan (1920) sieht im Arillus ein aus zwei Carp. vereintes Gebilde. Er weist darauf hin, daß sowohl bei *Taxus* wie bei *Torreya*, die einen Arillus besitzen, anscheinend kein Carp. vorhanden ist, während es bei *Cephalotaxus*, einer Gattung ohne Arillus, sehr deutlich ist. »Therefore the suggestion may be ventured that both enveloping organs (d. h. sowohl bei *Taxus* wie bei *Torreya*) have been formed by two decussate sporophylls, each bearing originally one ovule. One of the ovules has been reduced and suppressed, so that the other has become terminal, invested by the two fusing sporophylls.« Eine Stütze dieser Ansicht wird gesehen in dem Vorkommen von zwei opponierten Gefäßbündeln im Arillus von *Torreya*, sowie in einem gelegentlich aufgefundenen Fall bei *Taxus*, wo der Arillus in zwei Lappen geteilt war. Demgegenüber sieht S a c h s in dem obersten Vorblatt das eigentliche Carp., die Samenanlage ist nur scheinbar terminal;

Schumann (1902) wiederum betrachtet das Laubblatt, in dessen Achsel das ganze ♀ Sprößchen steht, als Homologon des Carp. (Näheres darüber oben). Andere Autoren nehmen eine starke Reduktion des Carp. an oder ein völliges Aufbrauchen des Carp. durch die Samenanlage, so daß von einem freien Blatteil nichts mehr übrig ist, die Samenanlage stellt dann das ganze Carp. dar. So van Tieghem (1869); die Samenanlage von *Taxus* ist für ihn das ganze einzige Blatt eines völlig reduzierten Zweiges dritter Ordnung in der Achsel der obersten sechsten Schuppe des Sprößchens zweiter Ordnung des ganzen ♀ Sprößchens. Ähnlich spricht Čelakovský (1890) von einem Ovularcarpid, nur das dieses nach ihm an der sekundären Achse sitzt; auch nach Herzfeld wird das Carp. völlig zur Bildung der Samenanlage aufgebraucht, der sogenannte Arillus ist eine taxoide Schuppe, eine Achsenwucherung (vgl. oben). Für Goebel (1923) ist dagegen der Arillus ein Auswuchs des stark reduzierten Sporophylls, das sich im Basalteil der Samenanlage erkennen läßt; die sterilen Schuppen unterhalb der Samenanlage bilden »eine Blütenhülle«, sie sind vielleicht sterile Carp. In allen diesen Ansichten wird an einem Carp. wenigstens theoretisch festgehalten; nach Dupler (1920) dagegen ist die Samenanlage ursprünglich terminal und von Achsenatur, der Arillus ist die fleischige Schicht einer dreischichtigen Samenschale. Die Taxaceen sind durch diesen Gegensatz zu den übrigen Coniferen sowie auch durch andere Merkmale als recht selbständige Gruppe charakterisiert. Das hebt besonders Birbal Sahni (1920) hervor, der die *Taxales* (incl. *Cephalotaxus*) den *Coniferales*, die die übrigen Gruppen zusammenfassen, gegenüberstellt. Er weist hin auf die klarermaßen primitiven Charaktere im Samen und die differente Ausgestaltung der ♂ Sporophylle. Birbal Sahni ist Anhänger der Brachyblasttheorie der Fruchtschuppe bei den *Coniferales*; er unterscheidet zunächst scharf zwischen Gymnospermen, bei denen die Samenanlagen zweifellos auf einem Blatt entstehen (*Cycadales, Pteridospermeae*) und dann den anderen Gymnospermen, bei denen sie entweder zweifellos auf einer Achse erzeugt werden (*Cordaitales, Taxales*) oder auf einem Organ, das wahrscheinlich eine »Modifikation einer Achse« ist (*Coniferales, Ginkgo*).

Ich glaube, daß die Annahme einer echt terminalen Stellung der Samenanlage bei *Taxus* und *Torreya* die einfachste und der Natur der Sache entsprechendste ist; der Arillus wird vom Samen ausgebildet, er ist ein Schutzmittel und Verbreitungsmittel, wie die Samen anderer Coniferen in verschiedener Weise einen Flügel ausbilden.

### B. Die männlichen Blüten.

Die ♂ Blüten der Coniferen sind viel weniger als die ♀ zur Beurteilung der phylogenetischen Zusammenhänge herangezogen worden, doch zeigen sich auch bei ihnen bedeutende Unterschiede zwischen den einzelnen Familien und andererseits konstante Charaktere innerhalb dieser Gruppen. Über die Natur des ♂ Zäpfchens als Einzelblüte herrscht heute kein Zweifel mehr: die Blütenachse ist mit einer Anzahl von Sporophyllen besetzt, die zwei oder mehr Mikrosporangien erzeugen. Unter den älteren Autoren ist besonders H. von Mohl (1845) für diese Auffassung eingetreten, der zugleich in seiner Schrift eine ausführliche Darstellung aller bislang geäußerten Ansichten über die männlichen Coniferenblüte gibt. (Aber ganz verschwindet auch noch später die Auffassung nicht, die im einzelnen Sporophyll eine ♂ Blüte sieht; so gibt [in DC. Prodr. XVI. 2] Parlatore noch 1868 folgende Beschreibung der ♂ Blüte: Amenta mascula ... Bracteae [connectivum pl. auct.] plurimae, axi insertae ... Calyx et corolla nulli. Stamina saepissime ad antheras reducta, filamento brevissimo vel nullo. Antherae sub quavis bractea 2—plures [anthera 2—plurilocularis plur. auctor.] ... uniloculares). Als wichtigste Typen der Stam. sind folgende zu nennen: 1. Der Typus von *Taxus*: Stam. schildförmig radiär, die Sporangien kreisförmig um einen Mittelpunkt angeordnet. Von dieser Form ist die einseitige bei der Gattung *Torreya* abzuleiten. Denn Coulter und Land berichten die interessante Tatsache, daß bei *T. taxifolia* zuerst sieben Sporangien angelegt werden, die um die zentrale Achse herum wie bei *Taxus* orientiert sind. Die drei inneren sind aber nur im Stadium der primären sporogenen Zelle vorhanden, die sich nicht weiter teilt. Die vier äußeren entwickeln sich zu den normalen Sporangien. Gelegentlich können sich aber auch die sonst abortierenden Sporangien weiter entwickeln; so fand Miss Robertson bei *T. californica* manchmal deren sechs bis sieben.

2. Der Typus der Cupressaceen: Stam. mit kurzem Filament und stark nach oben entwickelter Antherenschuppe, Sporangien frei am Unterrande der Schuppe; oder diese ± schildförmig, mit dem unteren Rand die Sporangien ± bedeckend. Hierher auch Taxodiaceen.

3. Der Typus der Araucaria: Sporangien in größerer Anzahl frei an der Unterseite der Antherenschuppe entspringend.

4. Der Typus der Pinaceen: 2 Sporangien an der Unterseite des Sporophylls, mit diesem verwachsen; das freie Ende des Sporophylls ± entwickelt oder stark reduziert. Hierher auch Podocarpaceen.

Es fragt sich, ob diese Typen voneinander abgeleitet werden können. Goebel (Organographie 2. Teil) geht von dem schildförmigen Sporophyll von *Equisetum* aus. Man sagt hier gewöhnlich, daß dieses die Sporangien auf der Unterseite trägt, doch ist das eine ungenaue Ausdrucksweise. In Wirklichkeit setzt sich das Sporophyll aus zwei Teilen zusammen; der obere Teil entspricht der Blattfläche des sterilen Blattes, er kehrt seine Oberseite (a) der Achse zu; der untere Teil (b) ist ein Auswuchs der Blattunterseite (früher, in Bot. Zeit. 39 [1881] 702, von Goebel als Homologon des Farn-Indusiums deutet). Das ganze stellt also ein hypopeltates Schildblatt dar. Von den rings gestellten Sporangien können nun bei Farnen mit randständiger Stellung nur die seitlichen übrig

bleiben, während die oberen und unteren nicht ausgebildet werden; bei *Lycopodium* wiederum bleibt nur ein oberes Sporangium übrig. Goebel verwirft die Auffassung Bowers, nach der das »Sporangiophor« von *Equisetum* keine Homologie mit einem Laubblatt zeigt, nach ihm ist auch bei *Equisetum* das Sporophyll einem Laubblatt homolog. Das zeigt auch die Entwicklung, die die Ausbildung der hypopeltaten Form verständlich macht. »Die Blattanlagen entstehen als ein über dem Vegetationspunkt hervorgewölbter Zellhügel. Bei den Laubblättern wird aber nur dessen oberer Teil zur Blattbildung verwendet (was mit der wenig massigen Entwicklung des Blattes zusammenhängt), während der untere Teil der Blattanlage zur ‚Berindung‘ des Sprossinternodiums dient. Bei den Sporophyllen dagegen werden alle Zellen der Blattanlage zur Blattbildung heran-

gezogen, entsprechend der massigen Entwicklung der Sporophylle. Im Grunde besteht der Unterschied der Entwicklung — von den Volumerverhältnissen abgesehen — also darin, dass sehr früh (noch vor dem Auftreten des auch hier durch Interkalarwachstum entstehenden Sporophyllstiels) die Wachstumsverteilung eintritt, die zur Bildung eines schildförmigen, und zwar eines ‚hypopeltaten‘ Blattes führt. Zugleich findet eine Reduktion der Blattfläche (die den oberen Teil des Schildblattes bildet) statt. Das Randwachstum, das sonst zur Bildung einer dünnen Blattlamelle führt, wird hier unterdrückt. Der obere Teil des schildförmigen Sporophylls entspricht also dem vegetativen Blatt, der untere einem Auswuchs der Blattanlage.« Dem entspricht, daß man gelegentlich Mittelformen zwischen Sporophyllen und Laubblättern trifft. (Goebel bildet p. 1093 durchwachsene Blüten von *Equisetum telmateja* ab; diese Mittelformen haben natürlich ebensowenig Beweiskraft, wie die Mittelformen beim durchwachsenen *Picea*-Zapfen.) Ähnlich liegen nun die Verhältnisse nach Goebel bei den Coniferen. »Bei *Taxus* und den *Cupressineen* sind die Sporophylle schildförmig — bei letzteren deutlich hypopeltat. Der Auswuchs der Blattunterseite ist aber meist weniger entwickelt als der Spreiteil des Sporophylls. Dieser bedingt im Knospenstadium selbst bei *Ginkgo*, wo er nur wenig entwickelt ist, den Verschluß; bei *Taxus* gehen die Sporangien rings um das schildförmige Sporophyll herum und hängen in ihren oberen Teilen miteinander zusammen. Bei allen anderen stehen sie wie bei den Cycadeen auf der Unterseite des Sporophylls. Der Versuch, die Mikrosporophylle von *Taxus* als die Urform zu betrachten, von der sich die anderen ableiten, ruht auf unsicheren Annahmen. Man kann auch von den ‚Sporophyllen‘ ausgehen, welche noch deutlich in ihrer Gestalt mit den Schuppenblättern übereinstimmen und von diesen die schildförmigen ableiten. Jedenfalls tritt der Blattcharakter der Sporophylle bei allen anderen Gattungen mehr hervor, als bei *Taxus*.«

Celakovský nun (1897) weist die Ableitung des schildförmigen Typus von dem bilateralen nach Analogie der schildförmigen Laubblätter zurück, die sich offenbar erst aus der allgemeinen bilateralen Form entwickelt haben; die radiäre Form ist die primäre.

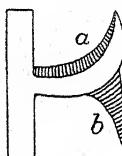


Fig. 112: Schematische Darstellung der hypopeltaten Schuppe des Stam. der Cupressaceen. (Original.)

Laubblatt und Sporangium sind ihm überhaupt nichts im Wesen Verschiedenes. Das Sterilwerden von Sporangiphorgewebe führte erst bei den höheren Cryptogamen zur Bildung von sterilen Blattabschnitten und dann auch zur Bildung steriler Blätter. Man kann sagen, daß das ursprünglichste Blatt der Pteridophyten nur ein Sporangium gewesen ist, das sich dann zunächst teilte und weiterhin ± steril wurde. Die nähere, sich auf die Gefäß-kryptogamen stützende Begründung ist in der Originalarbeit einzusehen. Die primäre Form des Sporophylls ist dann die radiäre. Wenn man beachtet, »dass die ältesten, dem primären blattwerten Sporangium nächsten Formen eines Sporophylls diejenigen sein müssen, welche noch am wenigsten vegetativ geworden sind, so wird man finden, dass gerade diese Formen vollkommen oder annähernd radiären Bau zeigen, während der bilaterale den mehr vegetativ gewordenen eigen ist. Unter den Pteridophyten haben die Equiseten die am wenigsten vegetativ ausgebildeten Fruchtblätter, aber auch vollkommen radiären Bau, die Fruchtblätter der Lycopodinae und Filicinae sind schon mehr oder weniger vegetativ und zugleich bilateral ausgebildet.« Diesen Anschauungen entsprechend hält Čelakovský das radiäre Staubblatt von *Welwitschia* für den primitivsten Typus unter den Gymnospermen überhaupt. Dann muß auch für die Coniferen ein radiäres Staubblatt von der *Welwitschia*-Form als Urtypus angenommen werden, von dem sich die anderen Formen ableiten. Alle Coniferen sind den Gnetaceen (*Welwitschia*-Typus) gegenüber schon durch die Entwicklung eines sterilen Endteiles am Staubblatt fortgeschritten, das in Form eines Zäpfchens (*Ginkgo*), eines zentralen Schildes (*Taxus*), eines Halbschildes (*Cupressineen*) oder einer konnektiv-anhangartigen Crista (*Abietineen*) auftritt. Die radiäre Form findet sich noch bei *Taxus*, bei den Cupressineen und Taxodieen »ist vom fertilen Antherenschild nur die untere Hälfte entwickelt, die obere Seite ist wie sonst bei den Coniferen steril geworden, d. h. die Sporangien sind dort geschwunden, weil die obere Schildhälfte sich mächtiger vegetativ entwickelt hat.«

Wenn man auch im Zusammenhang mit der Sporophyll-Frage bei den Coniferen sich nicht auf so weitgehende Spekulationen wie Čelakovský einlassen will, die schließlich bis zur Gleichsetzung von Sporangium und Blatt führen, Spekulationen, die höchst anfechtbar sind, so könnte man doch versucht sein, den primitivsten Typus des Coniferen-Staubblattes in dem von *Taxus* zu sehen und von diesem die anderen abzuleiten. Andrerseits sind bei *Taxus* zwei Merkmale gegeben, die auf ein fortgeschrittenes Stadium der Entwicklung deuten, einmal die große Differenz zwischen dem Laubblatt und dem ♂ Sporophyll, zweitens die Tatsache, daß die ♂ Blüte an sich einem Zweiglein entspricht und nicht am Ende eines beblätterten Zweiges steht. Wenn man in dem Sporophyll ein metamorphosiertes Blatt sieht, so wird man die Sporophylle als primitiv betrachten, die vom Laubblatt nur wenig verschieden sind. Bei den Cupressaceen ist es das gewöhnliche Verhalten, daß die ♂ Blüten am Ende von mit Schuppenblättern bedeckten Laubzweiglein stehen, die Schuppenblätter werden am Ende der Kurztriebe durch ihnen ähnliche Sporophylle ersetzt, die auch die Stellung der Schuppenblätter am Zweig festhalten, also je nachdem gepaart oder gewirkt stehen. Die Entwicklung der Schildform bei den Cupressaceen ist man danach berechtigt als sekundär anzusehen, es gibt ja auch Arten, bei denen der untere Teil des Schildes (die sekundäre Bildung) nicht oder nur schwach ausgebildet ist. Einen ähnlichen Übergang von vegetativen Schuppenblättern zu Sporophylle haben wir bei *Dacrydium* und *Podocarpus* sect. *Dacrycarpus*. So wird auch z. B. bei den Cycadeen das Megasporophyll von *Cycas*, das dem Laubblatt am ähnlichsten ist, als am primitivsten angesehen. Bei den Pinaceen ist das Sporophyll stärker metamorphosiert, und die ♂ Blüte bildet für sich einen laubblattlosen Sproß, doch ist auch hier die Form des Sporophylls als die eines Blattes ± deutlich. Čelakovský lehnt eine solche Betrachtung von seinem Standpunkt aus natürlich ab. Denn »die Staubblätter und Fruchtblätter sind phylogenetisch gewiss nicht aus Laubblattanlagen entstanden, sondern umgekehrt die Laubblätter aus Sporophylle, und die Metamorphose bestand zunächst im verschiedengradigen Vegetativwerden der Sporophylle.« In Anwendung auf die Cycadeen ist dann zu sagen, daß auch hier die mehr schildförmigen Sporophylle die primären sind, diejenigen von *Cycas* sind durch stärker vegetative Entwicklung den Laubblättern ähnlicher geworden. Das Carpell ist aus der radiären Form in die bilaterale des Laubblattes übergegangen, die Samenanlagen wurden vermehrt. »Bei *Cycas revoluta* besonders ist somit das Carpell den bereits lange zuvor entstandenen bilateralen Laubblättern sehr ähnlich geworden, weil es eben den gleichen Entwicklungsgang des Vegetativwerdens durchgemacht hat.«

Es sind sonderbare Konsequenzen, zu denen die folgerichtig durchgeführte Theorie Čelakovskýs von der Entstehung des Laubblattes aus dem Sporangium und Sporangiophor führt. Sieht man von dieser ab, so wird man nur auf die Formen zurückgehen, bei denen Trophosporophylle vorhanden waren, also eine Trennung in Laubblätter und Sporophylle noch nicht gegeben war. Fand solche Trennung statt, so mußten Laubblätter und Sporophylle ihrer Funktion entsprechend metamorphosiert werden; als primitivere Typen sind also diejenigen zu betrachten, bei denen die Differenz gering ist. Solche finden sich unter den Coniferen bei den Cupressaceen; von diesen läßt sich die Schildform bei anderen Cupressaceen, die Form der Pinaceen und Podocarpaceen ableiten. Es bleibt die Schildform des *Taxus*-Staubblattes. Diese läßt sich weder durch Metamorphose unmittelbar aus der Laubblattform der Gattung selbst ableiten, noch aus der Schildform bei den Cupressaceen, die als hypopeltat mit der bilateralen Schuppenblattform im Zusammenhang steht. Es läßt sich weder aus der Anatomie noch aus der Entwicklungsgeschichte nachweisen, daß etwa die obere Hälfte dem Blatt, die untere einem Auswuchs der Blattunterseite entspricht. So kann man nur annehmen, daß die Schildform von *Taxus* von Vorfahren vererbt ist, bei denen sich diese ausgesprochene Differenz von Laubblatt und Sporophyll herausgebildet hat, während bei den Vorfahren der anderen Coniferen-Gruppen diese Differenz noch nicht vorhanden war, und nun die bilaterale Form auf diese übergegangen ist und sich manigfach (bei den Cupressaceen mit Übergang zu hypopeltater Schildform) modifiziert hat. Die schildförmige Anthere von *Taxus* ist auch eines der Merkmale, auf die hin Birbal Sahni die *Taxales* in eine Sonderstellung allen anderen Coniferen gegenüber bringt (vgl. S. 155).

### C. Sonstige Gesichtspunkte.

Betreffend den anatomischen Bau der Coniferen wird man sagen können, daß die Araucariaceen primitiver sind als die übrigen Familien; dies zeigt sich besonders in der Art der Tüpfelbildung bei den Tracheiden, im Bau der Markstrahlen, im Fehlen der Harzzellen im Holze, sowie in der Persistenz der Blattspuren. Es kann kaum zweifelhaft sein, daß die abietoide Tüpfelung aus der araukarioiden hervorgegangen ist. Bei den Coniferen (exkl. den Araucariaceen) kann man besonders in der Ausbildung der Markstrahltracheiden und der Harzzellen, resp. Harzgänge Progressionen beobachten. Die gelegentlich bei Taxodiaceen und Cupressaceen vorkommenden Markstrahltracheiden sind in vervollkommnete Form bei *Pinus* ausgebildet. Ebenso sind bei den genannten Familien nur einzelne Harzzellen vorhanden, nur gelegentlich kommt es zur Bildung von Harzlücken; die Pinaceen zeigen dann den Fortschritt zu schizogenen Harzgängen. Daß die Progression in dieser Richtung ging, ist wenigstens die Ansicht der meisten Forscher; anderer Meinung sind Jeffreys und seine Schüler (vgl. über Einzelheiten das Kapitel Anatomie der Pinaceen, ferner Kräusel [1917] und Eckhold [1922], die die Ansichten Jeffreys kritisieren). Nach Jeffreys ist kaum vorauszusetzen, daß die Entwicklung von Markstrahltracheiden bei mehreren Gattungen der Taxodiaceen und Cupressaceen unabhängig begonnen und dann in der Richtung auf *Pinus* variiert hat, wahrscheinlich ist, daß diese Gattungen von gemeinsamen Vorfahren her die Fähigkeit zur Bildung von Markstrahltracheiden ererbt haben und daß ihr Zurücktreten ein Reduktionsvorgang gegenüber *Pinus* ist. Das gleiche gilt nach Jeffreys für die Harzgänge und Harzzellen. Die anstazralen Formen besaßen ein anastomosierendes System von Harzgängen im Rinden- und Holzgewebe; Harzgänge in Holz und Rinde sind heute noch bei *Pinus* und einigen anderen Pinaceen-Gattungen vorhanden. Bei *Abies*, *Pseudolarix*, *Cedrus* und *Tsuga* sind sie im Holz verschwunden, sie finden sich nur noch manchmal in solch konservativen Teilen wie dem Zapfenstiel und dem ersten Jahresring und treten dann wieder bei Verwundungen auf; bei *Pseudolarix* und *Tsuga* werden sogar die Rindenharzgänge reduziert. Die gleiche Reduktion auf einzelne Harzzellen gilt für Taxodiaceen und Cupressaceen; auch bei *Sequoia* finden sich wieder Harzgänge im Zapfenstiel. *Pinus* ist also als sehr alter Repräsentant der Coniferen-Gruppe anzusehen und *Cedrus*, *Tsuga*, *Abies*, *Pseudolarix* stammen von Vorfahren, von denen man wenigstens sagen kann, daß sie den Holzcharakter von *Pinus* besaßen; daher sind die Pinaceen als eine aufsteigende Reihe anzusehen, die mit komplizierteren organisierten Formen wie *Pinus* beginnt und mit reduzierten Gattungen wie *Abies* und *Pseudolarix* endigt; ebenso sind die Pinaceen eine

primitivere Gruppe als die Cupressaceen. Schließlich soll sich auch der Holztypus der Araucarien aus dem der Pinaceen durch Vereinfachung entwickelt haben. Paläontologisch, wie es Jeffreys behauptet, läßt sich die Reduktionstheorie von *Pinus* aus kaum stützen und morphologisch erscheint sie unhaltbar. Man wird sagen können, daß die Gruppen der Coniferen, abgesehen von den stärker differierenden Araucariaceen, anatomisch in den wesentlichsten Zügen übereinstimmen und daß in der Familie der Pinaceen in bezug auf Markstrahltracheiden und Harzgänge des Holzes die höchste Ausbildung erreicht wird.

In bezug auf den Gametophyten und die Embryoentwicklung sind die Coniferen durch wichtige gemeinsame Merkmale ausgezeichnet, die eine bestimmte Organisationshöhe bezeichnen: Der Pollenschlauch dient zum Transport der beiden ♂ Zellen oder Kerne, Spermatozoiden wie bei Cycadaceen und Ginkgoaceen kommen nicht mehr vor; das ♀ Prothallium füllt vor der Befruchtung die Megaspore aus; die Archegonien besitzen Halszellen, eine Bauchkanalzelle oder meist ein Bauchkanalkern wird abgeschnitten, verschwindet aber bald; in der Eizelle wird ein Proembryo ausgebildet, durch Suspensoren wird die Spitze in das Prothallium befördert. Im einzelnen sind innerhalb der Familien oder zwischen den Familien mannigfache Progressionen vorhanden, doch sind diese nicht gleichsinnig, in bestimmten Merkmalen ist die eine oder die andere Gruppe fortgeschritten. Thomson wies besonders auf die Megasporen-Membran hin; der primitivere Charakter ist hier eine starke Entwicklung der Membran, wie sie sich durchschnittlich bei den Pinaceen findet; schwächer ist sie bei den Taxodiaceen und Araucariaceen, bei den Taxaceen ist sie nur in jungen Stadien kenntlich, später undeutlich; bei den Podocarpaceen ist ihre Stärke wechselnd. Das ♂ Prothallium entwickelt bei den Pinaceen zwei Zellen, bei den Taxodiaceen, Taxaceen und Cupressaceen geht die Reduktion noch weiter, die beiden Zellen verschwinden. Im Gegensatz dazu können bei den Podocarpaceen eine größere Anzahl von Zellen oder Kernen vorhanden sein, und besonders für die Araucariaceen ist eine große Zahl bemerkenswert. Doch kann in beiden Fällen an eine sekundäre Vermehrung im Gegensatz zur Reduktion bei den Cupressaceen usw. gedacht werden.

Die Archegonien können im ♀ Prothallium in großer bis geringer Zahl vorhanden sein und in Gruppen vereinigt sein oder einzeln stehen. Allermeist gehen sie aus einzelnen Oberflächenzellen hervor, bei den Cupressaceen entstehen sie auch tiefer im Gewebe. Eine große Zahl von Archegonien und Gruppenbildung findet sich bei den Cupressaceen und Taxodiaceen; die Araucariaceen haben 8—15 einzeln oder in Gruppen stehende Archegonien, die Podocarpaceen bis 12 einzelne, die Pinaceen nur 2—4 einzelne Archegonien. Im Pollenschlauch können zwei gleichgroße ♂ Zellen vorhanden sein, deren Kerne beide befruchtungsfähig sind; das ist der Fall bei den Taxodiaceen und Cupressaceen; bei den anderen Gruppen sind die Zellen im Pollenschlauch nicht deutlich und die Kerne sind meist von verschiedener Größe, regelmäßig bei den Pinaceen, wo nur ein Kern befruchtungsfähig ist.

Auf die Bedeutung der Embryo-Entwicklung und Polyembryonie geht besonders Buchholz ein (1920, vgl. auch Literatur bei den Familien), der nachzuweisen sucht, daß bei den Pinaceen und speziell *Pinus* sich der primitivste Typus zeigt. Bei den Gymnospermen ist zu unterscheiden zwischen einfacher Polyembryonie, die durch die ± große Zahl der Archegonien bedingt ist, die jedes einen Embryo hervorbringen können, und der Polyembryonie durch Spaltung, bei der bei einem Proembryo mehrere getrennte Embryonen aus einzelnen Embryo-Initialen hervorgehen, die also in einem Archegonium ihre Entstehung verdanken. Die Polyembryonie durch Spaltung bei bestimmt festgelegter Organisation des Proembryo, wie sie bei *Pinus* vorkommt, hält Buchholz für einen primitiven Charakter in der Phylogenie der Coniferen. Es ist dann die Tendenz in der Entwicklung vorhanden, diesen Charakter unter Rückkehr zu einfacher Polyembryonie zu eliminieren. Die Polyembryonie überhaupt bei den Gymnospermen allgemein ist von der bei den Angiospermen verschieden, indem ihr Resultat immer die Auswahl eines einzelnen Embryos aus einer ± großen Zahl bei der Reifung ist, wobei der Suspensor als Organ für den Wettbewerb funktioniert.

Über die Variation der Polyembryonie durch Spaltung bei den Pinaceen ist der betr. Abschnitt bei der Familie zu vergleichen. Die Proembryo-Bildung mit den vier Spitzenzellen ist überall in der Familie gleich; wenn nun vom Typus der vollkommenen Spal-

tung bei *Pinus* aus diese bei *Picea* usw. aufhört, so muß Fusion der Embryonen angenommen werden. Damit geht Hand in Hand die Reduktion der Rosetten-Embryonen bei diesen Gattungen.

Bei den anderen Familien wird die Polyembryonie durch Spaltung auf verschiedene Weise eliminiert.

Bei den Araucariaceen sind zahlreichere freie Kerne im Embryosack vorhanden, ehe Wandbildung einsetzt, ferner wird durch die Zellen am Ende des Proembryo eine Art Kappe gebildet, durch die eine von der Gruppe der Initialen aus mögliche Spaltung verhindert wird. Man kann vom *Pinus*-Stadium ausgehend sagen, daß auf der Linie der Entwicklung zunächst eine Vermehrung der freien Kerne eintrat, wodurch die Möglichkeit einer stärkeren Polyembryonie durch Spaltung gegeben war (eine Möglichkeit, die bei *Sciadopitys* realisiert ist); die Kappe, deren Zellen schon als Embryo-Initialen ausgeschaltet werden, macht aber eine Spaltung unmöglich und läßt auch Spitzenzellen nicht hervortreten. Übergänge vom Typus von *Pinus* und *Araucaria* finden sich bei den Podocarpaceen.

Bei *Taxus* findet Vermehrung der freien Kerne statt, aber nur eine Spitzenzelle von den Embryo-Initialen tritt in Funktion, wodurch Polyembryonie durch Spaltung aufgehoben wird. Bei den Taxodiaceen und Cupressaceen finden sich Übergänge von Polyembryonie durch Spaltung zur einfachen Polyembryonie. Erstere ist noch bei *Taxodium* vorhanden und unter den Cupressaceen bei *Juniperus*, geht aber dann z. B. bei *Cunninghamia* und *Thuja* verloren, bei welchen Gattungen nur eine Embryo-Initiale als Spitzenzelle funktioniert. Eigenartig liegen die Verhältnisse bei *Callitris* und Verwandten einerseits und bei *Sequoia* anderseits, wo die Tendenz zu früher Wandbildung vorherrscht. Bei *Callitris* erfolgt Wandbildung zwischen dem 2- und 4-Kern-Stadium, wobei der junge Proembryo die ganze Eizelle ausfüllt; Polyembryonie durch Spaltung ist dabei ein konstantes Merkmal, Spitzenzellen sind in jungen Stadien vorhanden. Bei *Sequoia* erfolgt sofort bei der ersten Teilung in der Eizelle Wandbildung, und Polyembryonie durch Spaltung ist dadurch beseitigt, daß nur eine von den Embryo-Initialen in Funktion tritt und einen Embryo bildet.

#### D. Phylogenetische Beziehungen der Coniferae.

Die wichtigste Frage, die sich bei der Betrachtung der phylogenetischen Beziehungen der Coniferen zu anderen Gruppen der Gymnospermen oder zu rezenten oder ausgestorbenen Gruppen der Gefäßkryptogamen erhebt, ist die, ob die Gymnospermen monophyletisch oder pleiophyletisch sind. Auf die tiefgreifenden Unterschiede der einzelnen Stämme ist schon hingewiesen worden. Verfolgen wir die Progressionen in den einzelnen wichtigen Charakteren, so zeigt sich, daß die Gymnospermen eine bestimmte Entwicklungshöhe erreicht haben und damit eine Mittelstellung zwischen den Pteridophyten im weiteren Sinne (vgl. Engler, Syllabus) und den Angiospermen einnehmen; die Homologien sind klar erkennlich. Das wichtigste ist — sie haben die Samenbildung erreicht; wegen ihrer typischen Samen sind auch die sonst in vieler Beziehung den *Filicales* ähnlichen *Cycadofilices* den Gymnospermen einzureihen. Die Samenanlagen liegen aber noch frei auf dem Sporophyll, der Schutz der Samenanlagen durch den Schluß der Sporophylle wird erst bei den Angiospermen erreicht; das Pollenkorn kann unmittelbar zur Mikropyle gelangen, der Weg des Pollenschlauches ist kurz, Narben, deren Entwicklung erst durch der Angiospermie bedingt wird, fehlen. Mehrere Gruppen der Gymnospermen, die auch in anderen Charakteren als primitiver anzusehen sind, haben noch den Befruchtungsmodus der Pteridophyten durch bewegliche Spermatozoiden beibehalten; dieser Befruchtungsvorgang ist an Flüssigkeit gebunden und weist bei den Pteridophyten, bei denen die Prothallien auf feuchtem Boden leben, auf die Entstehung von wasserbewohnenden Formen hin. Echte Landpflanzen, die in ihrer Befruchtung von Feuchtigkeit der Umgebung unabhängig sind, sind erst die Samenpflanzen, bei denen die Befruchtung durch den Pollenschlauch vermittelt wird. Bei den Gymnospermen, die noch Spermatozoiden besitzen, erzeugt die Pflanze die für die Befruchtung nötige Flüssigkeit selbst in der Pollenkammer. Die ganze Bildungsweise des komplizierten Befruchtungssystems mit den ungewöhnlich großen polyciliaten Spermatozoiden zeigt, daß bei den Cycadaceen und Ginkgoaceen das Ende einer Entwicklungsreihe vorliegt

und daß nicht von hier aus der Übergang zum typischen Pollenschlauch erfolgt sein kann; die Befruchtungsweise ist also hier nur als ein primitiver Charakter einer alten Gruppe zu werten, der festgehalten wurde, während in Parallelreihen anderer Gymnospermen längst der Fortschritt zu einem den Lebensverhältnissen besser entsprechenden Modus erfolgt war. Für verwandte fossile Gruppen ist daneben noch die Verzögerung der Embryobildung bemerkenswert.

Eine Mittelstellung zwischen den Pteridophyten und Angiospermen nehmen die Gymnospermen auch insofern ein, als der ♀ Gametophyt zwar seine Selbständigkeit völlig verliert, aber noch eine Entwicklung aufweist, die sich aus dem Pteridophyten-Typus unmittelbar ableiten läßt, während bei den Angiospermen eine viel weiter gehende Reduktion erfolgt ist. Ferner ist bei den Gymnospermen die Blütenentwicklung auf primitiver Stufe, der nackte, eingeschlechtliche Zapfen stellt ihren eigentlichen Typus dar, wobei dann in den einzelnen Gruppen mannigfache Reduktionen auftreten und auch die Anfänge von Perianthbildung zu bemerken sind; es ist mehrfach der Versuch der Ableitung der Angiospermen-Blüte vom Blütenzapfen der Gymnospermen versucht worden. Die Form des Dickenwachstums ist von den Pteridophyten übernommen worden; teilweise ist noch zentripetales Xylem vorhanden; Transfusionsgewebe ist reichlich entwickelt; Gefäße fehlen (die *Gnetales* ausgenommen) im sekundären Holz.

Berechtigt nun die Gesamtheit der Merkmale, an eine monophyletische Zusammengehörigkeit der Gymnospermen und an ihre phylogenetische Beziehung zu einer bestimmten Gruppe höherer Kryptogamen zu denken? Oder liegt nur die gleiche oder annähernd gleiche Entwicklungshöhe stark differenter Stämme vor? Meiner Ansicht nach wird man sich nur für die letztere Alternative entscheiden können.

Anderer Meinung ist Wettstein (1923), der den Anschluß der Gymnospermen bei den *Filicales* sucht. Er hebt hervor, daß von den Gymnospermen nur spärliche Reste auf uns gekommen sind, vielfach Endglieder von Entwicklungsreihen, so daß die Beziehungen vieler lebender Gruppen zueinander lose sind. Ersichtlich ist, daß die *Cycadales* durch Vermittlung der *Cycadoflices* mit den *Filicales* in Verbindung stehen. Es fragt sich, ob die übrigen Gymnospermen, insbesondere die Coniferen, analogen Ursprungs sind, ob also die Gymnospermen eine im allgemeinen einheitliche Gruppe darstellen. Öfters ist auf die Beziehungen der Coniferen zu den *Lycopodiales* hingewiesen worden; es ist also zu erwägen, ob diese enger sind, als die Beziehungen zu den *Cycadales*. Es kann nach Wettstein kaum zweifelhaft sein, daß sie den *Cycadales* näher stehen; die beiden Gruppen haben so vieles Gemeinsame, daß man von beiden nicht eine ganz verschiedene Herkunft voraussetzen kann, zumal auch noch *Ginkgoales*, *Bennettiales* und *Cordaitales* in Betracht zu ziehen sind. »Die oben erwähnte Ähnlichkeit mancher Gymnospermen mit den heterosporen *Lycopodiinae* dürfte demnach nicht auf Verwandtschaft beruhen, sondern einen, allerdings sehr bemerkenswerten Fall von Analogie und Konvergenz darstellen; die Gesamtheit der Gymnospermen dürfte von farnähnlichen Pteridophyten abzuleiten sein...« So kommt Wettstein zu dem Ergebnis: »Die lebenden Gymnospermen stellen einen Pflanzentypus dar, der insoferne ein einheitlicher ist, als er durchwegs auf farnähnliche Pteridophyten durch Vermittlung der *Cycadoflices* zurückzuführen ist; die Einheitlichkeit der ganzen Unterabteilung tritt dadurch nicht so klar hervor, dass es sich bei den lebenden Gymnospermen um Reste einer ehemals reicher gegliederten Pflanzengruppe handelt, die vielfach die Endglieder der Verzweigungen des gemeinsamen Stammbaumes darstellen.« Ähnlich urteilt Herzfeld (1914): »Wenn es heute auch noch nicht möglich ist zu entscheiden, ob die Coniferen von einer der eben erwähnten Klassen (d. h. *Cycadales* oder *Cordaitales*!) direkt abzuleiten sind oder ob sie nur gemeinsame Stammeltern haben, ist ihre nahe Verwandtschaft sowohl zu den Cycadinen wie Ginkgoinen und Cordaitinen jedenfalls erwiesen.«

Dem widersprechen die Ergebnisse der sero-diagnostischen Untersuchungen (Mez, Kirstein, Gohlke, Guttman 1914—1924), die die Einheitlichkeit der Gymnospermengruppe sprengen. Das wichtigste darüber ist schon in der Betrachtung über die ♀ Blüte gesagt worden. Die Verbindung durch die Eiweißverwandtschaft reicht von den Abietineen (und zwar nur von diesen unter den Gymnospermen) einerseits zu *Selaginella*, anderseits zu *Magnolia*. Danach geht die Linie der Entwicklung von den ligulaten *Lycopodiales* über die Abietineen zu den *Ranales*. Die Gnetaceen gehen vom Coniferen-Typus

aus. Die Reaktion von den Coniferen aus zu den Cycadeen ist negativ; die *Cycadales* sind mit den Coniferen nicht verwandt, sie stehen ebenso wie die *Bennettiales* (deren Blüten also nicht die Vorläufer der Angiospermen-Blüte sein können) zu den *Cycadofilices* in Beziehung. Ebenso ist die Reaktion von *Cycas* zu *Ginkgo* nach Kirsstein negativ. Bei *Ginkgo* ist dagegen Eiweiß-Verwandtschaft mit den Podocarpaceen und Taxaceen vorhanden, nicht mit den Abietineen; da die *Taxales* eine Seitenlinie der über die Abietineen verlaufenden Hauptlinie darstellen, müssen die Ginkgoaceen von den *Taxales* aus gegangen sein. Dem würde ein so primitiver Charakter wie das Vorkommen von polycliatischen Spermatozoiden widersprechen. Kirsstein fühlt sich versucht, deren Vorkommen anzuzweifeln und fordert Nachuntersuchung.

Die Resultate von Kirsstein betreffend *Ginkgo* werden nun durch neuere Untersuchungen von Guttmann (1924) nicht bestätigt; die Eiweißreaktion ergab offenbar verwandtschaftliche Beziehungen zu den Cycadaceen. Zweifelhaft bleibt noch die Bedeutung der positiven Reaktionen, die Kirsstein von *Ginkgo* mit *Taxus* und *Podocarpus* erhielt; hier muß noch weitere Klärung erfolgen\*). Guttmann meint, daß, wenn *Ginkgo* mit den Cycadeen verwandt ist, die Samenanlagen dann auch am besten wie bei den Cycadeen zu deuten sind, nämlich als Anhangsgebilde des Megasporophylls selbst. So ist die »axilläre ♀ Blüte« am besten zusammen mit dem »Tragblatt« als serial gespaltenes Blatt mit einem sterilen und einem fertilen, meist zwei-, manchmal aber auch mehrfach gelappten Teil aufzufassen.

Auch die Araucariaceen reagieren nicht mit den Pinaceen\*\*), zweigen also nicht, wie die Cupressaceen, Taxaceen, Podocarpaceen von diesen ab, sondern müssen tiefer von der allgemeinen Stammlinie ausgehen. Wir haben also mindestens zwei große Entwicklungslien (Kirsstein, 1920 p. 146): »Die Entwicklungsreihe der höheren Gewächse würde sich demnach bei den *Hepaticae* (*Anthocerotaceae*) spalten einerseits *Hepaticae* → *Lycopodiales eligulatae* → *Lycopodiales ligulatae* → *Coniferae* → *Ranales*; andererseits *Hepaticae* → *Filices eusporangiatae* → *Cycadofilices* → *Cycadaceae* → *Bennitaceae*.«

Bei diesen Resultaten stimmt sicherlich mit den Ergebnissen der vergleichenden Morphologie die tiefgehende Scheidung von Coniferen und Cycadeen überein; auch eine stärkere Entfernung der Araucariaceen von den Coniferen ist nach den morphologischen Daten nicht von der Hand zu weisen. Dagegen ist die Ableitung der Coniferen von den ligulaten *Lycopodiales* zweifelhaft; die Homologie der Ligula dieser Gruppe mit der Fruchtschuppe ist nicht erwiesen (vgl. den Abschnitt über die ♀ Blüte). Der Gedanke eines Anschlusses der Coniferen an die *Lycopodiales* ist auch von Seward geäußert worden (vgl. bei der Familie *Araucariaceae*), doch will dieser die Araucariaceen mit ihnen in Verbindung bringen und hält die Pinaceen für weit getrennt, während Mez und Kirsstein gerade bei den letzteren den Anschluß suchen. Meiner Meinung nach sind unter den Gymnospermen mehrere voneinander unabhängige Phylen zu unterscheiden, deren Beziehungen zu den Pteridophyten im weiteren Sinne größtenteils sehr zweifelhaft sind. Die Cycadeen sind mit den *Cycadofilices* verwandt und können durch sie vom *Filicale*-Stamm abgeleitet werden. Selbständige Phylen sind die *Bennettiales* und *Cordaitales*; Beziehungen der letzteren zu den Araucarien anzunehmen, wie wegen der anatomischen Verhältnisse geschehen ist, schließt der Blütenbau gänzlich aus. Die endständige Blüte könnte auf *Taxus* hinweisen, doch sind sonst alle wichtigen Merkmale grundlegend verschieden. Ebenso sind die *Gnetales*, von denen keine fossilen Verwandten bekannt sind, in ihren rezenten Gattungen Reste eines Phylums, das durchaus selbständigen Charakter hat. Inbetreff der *Ginkgoales* erscheint es zweifelhaft, ob sie zu den *Cycadales* oder zu den *Coniferae* nähre Beziehungen haben. Für die *Coniferae*, die im vorliegenden Werke mit Bedenken als eine Klasse behandelt sind, ist ein Anschluß in direkter Linie an die ligulaten *Lycopodiales* nicht sicher. Unter ihnen sondern sich von den übrigen Familien stärker die Araucariaceen einerseits und die Taxaceen andererseits, wenn man bei den letzteren eine ursprüngliche terminale Samenanlage und ein ursprünglich schildförmiges (nicht abgeleitet hypopeltates) Staubblatt annimmt.

\*) Mischke (1925, vgl. S. 149) konnte mit dem Immunserum von *Podocarpus* ebenso wie mit dem anderer Coniferen keine Fällung oder Trübung mit *Ginkgo* erhalten.

\*\*) Vgl. aber Mischke 1925 (Seite 149).

## E. Die wichtigsten Systeme der Coniferen.

St. Endlicher (1847): Ordo I. *Cupressineae*. § 1. *Juniperinae* (*Juniperus*), § 2. *Actinostrobeae* (*Widdringtonia*, *Frenela*, *Actinostrobus*, *Callitris*, *Libocedrus*) § 3. *Thujopsidæ* (*Biota*, *Thuja*, *Thujopsis*), § 4. *Cupressineae verae* (*Cupressus*, *Chamaecyparis*), § 5. *Taxodineae* (*Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*); Ordo II. *Abietineae*. § 1. *Abietineae verae* (*Pinus*), § 2. *Araucarieae* (*Araucaria*), § 3. *Cunninghamiaeae* (*Dammara*, *Cunninghamia*, *Arthrotaxis*, *Sequoia*, *Sciadopitys*).

A. Ph. Parlato re (1868): Tribus I. *Abietineae*. Subtribus I. *Araucarieae* (*Araucaria*, *Dammara*), Subtribus II. *Pineae* (*Pinus*), Subtribus III. *Taxodieae* (*Cunninghamia*, *Arthrotaxis*, *Sciadopitys*, *Sequoia*, *Cryptomeria*, *Glyptostrobus*, *Taxodium*, *Widdringtonia*), Subtribus IV. *Cupresseae* (*Actinostrobus*, *Frenela*, *Callitris*, *Libocedrus*, *Thuja*, *Thuyopsis*, *Biota*, *Diselma*, *Fitz-Roya*, *Chamaecyparis*, *Cupressus*, *Juniperus*); Tribus II. *Taxineae* (*Dacrydium*, *Pherosphaera*, *Lepidothamnus*, *Saxegothaea*, *Phyllocladus*, *Taxus*, *Cephalotaxus*, *Torreya*, *Ginkgo*, *Podocarpus*).

G. Bentham (1880): Tribus I. *Cupressineae* (*Callitris*, *Actinostrobus*, *Fitzroya*, *Libocedrus*, *Thuja*, *Cupressus*, *Juniperus*); Tribus II. *Taxodieae* (*Cryptomeria*, *Taxodium*, *Sequoia*, *Arthrotaxis*, *Cephalotaxus*); Tribus III. *Taxeae* (*Taxus*, *Torreya*, *Ginkgo*, *Phyllocladus*, *Dacrydium*, *Pherosphaera*); Tribus IV. *Podocarpeae* (*Microcachrys*, *Saxegothaea*, *Podocarpus*); Tribus V. *Araucarieae* (*Cunninghamia*, *Agathis*, *Araucaria*, *Sciadopitys*); Tribus VI. *Abietineae* (*Pinus*, *Cedrus*, *Picea*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Abies*, *Larix*).

A. W. Eichler (1887): I. *Pinoideae* 1. *Abietineae*, 1a. *Araucariinae* (*Agathis*, *Araucaria*), 1b. *Abietinae* (*Pinus*, *Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix*, *Picea*, *Tsuga*, *Abies*), 1c. *Taxodiinae* (*Sciadopitys*, *Cunninghamia*, *Arthrotaxis*, *Sequoia*, *Cryptomeria*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*); 2. *Cupressineae*, 2a. *Actinostrobinae* (*Actinostrobus*, *Callitris*, *Fitzroya*), 2b. *Thujopsidinae* (*Thujopsis*, *Libocedrus*, *Thuja*), 2c. *Cupressinae* (*Cupressus*, *Chamaecyparis*), 2d. *Juniperinae* (*Juniperus*); II. *Taxoideae* 3. *Podocarpeae* (*Saxegothaea*, *Microcachrys*, *Podocarpus*, *Dacrydium*); 4. *Taxeae* (*Phyllocladus*, *Ginkgo*, *Cephalotaxus*, *Torreya*, *Taxus*).

F. W. Neger (1907): 1. Ordnung *Taxoideae* 1. Fam. *Taxaceae* (*Taxus*, *Torreya*, *Phyllocladus*); 2. Fam. *Cephalotaxaceae* (*Cephalotaxus*); 3. Fam. *Podocarpaceae* (*Saxegothaea*, *Microcachrys*, *Dacrydium*, *Podocarpus*). 2. Ordnung *Pinoideae* 4. Fam. *Araucariaceae* (*Agathis*, *Araucaria*); 5. Fam. *Abietaceae* (*Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Keteleeria*, *Pinus*, *Larix*, *Cedrus*, *Pseudolarix*); 6. Fam. *Taxodiaceae* (*Sciadopitys*, *Cunninghamia*, *Arthrotaxis*, *Sequoia*, *Cryptomeria*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*); 7. Fam. *Cupressaceae*. Unterfam. *Actinostrobeae* (*Actinostrobus*, *Callitris*, *Fitzroya*), Unterfam. *Thujopsidæ* (*Thujopsis*, *Libocedrus*, *Thuja*, *Biota*), Unterfam. *Cupresseae* (*Cupressus*, *Chamaecyparis*), Unterfam. *Junipereae* (*Juniperus*).

F. Vierhapper (1910): 1. Fam. *Taxocupressaceae* 1. Unterfam. *Taxoideae*, 1. Tribus *Cephalotaxeae* (*Cephalotaxus*), 2. Tribus *Taxeae* (*Torreya*, *Taxus*), 3. Tribus *Podocarpeae*, 1. Subtribus *Podocarpinae* (*Podocarpus*, *Dacrydium*), 2. Subtribus *Phyllocladinae* (*Phyllocladus*), 3. Subtribus *Pherosphaerinae* (*Pherosphaera*), 4. Subtribus *Saxegothaeinae* (*Saxegothaea*, *Microcachrys*); 2. Unterfam. *Taxodioidæ*, 1. Tribus *Arthrotaxeae* (*Arthrotaxis*), 2. Tribus *Sequoiaeae* (*Wellingtonia*, *Sequoia*), 3. Tribus *Cryptomeriaeae* (*Cryptomeria*), 4. Tribus *Taxodiæ* (*Taxodium*, *Glyptostrobus*); 3. Unterfam. *Cupressoideae*, 1. Tribus *Cupresseae* (*Cupressus*, *Chamaecyparis*), 2. Tribus *Thujopseae* (*Thujopsis*, *Libocedrus*, *Thuja*, *Biota*), 3. Tribus *Actinostrobeae* (*Fitzroya*, *Actinostrobus*, *Callitris*), 4. Tribus *Juniperæae* (*Arceuthos*, *Juniperus*, *Sabina*); 2. Fam. *Abietaceae*; 1. Unterfam. *Araucarioideae*, 1. Tribus *Agatheae* (*Agathis*), 2. Tribus *Araucarieae* (*Araucaria*); 2. Unterfam. *Cunninghamioideae*, 1. Tribus *Cunninghamiaeae* (*Cunninghamia*), 2. Tribus *Sciadopityeae* (*Sciadopitys*); 3. Unterfam. *Abietoideae*, 1. Tribus *Sapineae*, 1. Subtribus *Abietinae* (*Keteleeria*, *Abies*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Picea*), 2. Subtribus *Laricinae* (*Pseudolarix*, *Cedrus*, *Larix*), 2. Tribus *Pineae* (*Pinus*).

W. T. Saxon (1913): 1. Fam. *Araucariaceae* (*Araucaria*, *Agathis*); 2. Fam. *Podocarpaceae* (*Podocarpus*, *Dacrydium*, *Microcachrys*, *Saxegothaea*, *Phyllocladus* und wahrscheinlich *Pherosphaera*); 3. Fam. *Pinaceae*. Unterfam. *Abietoideae* (*Pinus*, *Larix*, *Pseudolarix*, *Picea*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Abies* und wahrscheinlich *Cedrus*, *Keteleeria*), Unterfam.

*Sciadopitoideae* (*Sciadopitys*); 4. Fam. *Cupressaceae*. Unterfam. *Cupressoideae* (*Thuja*, *Libocedrus*, *Juniperus*, *Tetraclinis*, *Taxodium*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia* und wahrscheinlich *Cupressus*, *Biota*, *Chamaecyparis*, *Thujopsis*, möglicherweise auch *Glyptostrobus*, *Taiwania* und *Athrotaxis*, Unterfam. *Callitroideae* (*Widdringtonia*, *Callitris*, *Actinostrobus*, möglicherweise auch *Fitzroya*), Unterfam. *Sequoideae* (*Sequoia*); 5. Fam. *Taxaceae* (*Taxus*, *Torreya*, *Cephalotaxus* und möglicherweise *Acmopyle* und *Polyopodiumpsis*).

Engler (1924): Fam. *Taxaceae*; Unterfam. *Podocarpoideae*, § *Perosphaereae*, § *Podocarpeae*; Unterfam. *Phyllocladoideae*; Unterfam. *Taxoideae*, § *Cephalotaxeae*, § *Taxeae*; Fam. *Pinaceae*, § *Araucarieae*, § *Abietae*, § *Taxodieae*, § *Cupresseae*.

## F. Übersicht über die Gruppen der Coniferen

wie sie in diesem Werke unterschieden werden.

1. Familie *Taxaceae*. ♂ Blüten einzeln oder in kleinen Ähren (*Austrotaxus*) in den Blattachseln; Stam. mit 2–8 Sporangien. ♀ Blüten an kleinen axillären Sprößchen, mit einer terminalen Samenanlage, die am Grunde von Schuppenblattpaaren umgeben ist; Same mit Arillus, Kotyledonen 2. — Reichverzweigte Sträucher oder Bäume mit linealischen, nadelförmigen, selten (*Austrotaxus*) längeren, linealisch-lanzettlichen Blättern.  
*Torreya*, *Taxus*, *Austrotaxus*.

2. Familie *Podocarpaceae*. ♂ Blüten an Laubzweiglein terminal oder axillär; Stam. mit 2 Sporangien. Carp. der ♀ Blüte 1 bis ziemlich zahlreich, häufig sehr klein, stets nur mit einer Samenanlage; meist ein Epimatium, eine ligula-artige Exkreszenz des Carp., entwickelt, das mit der Samenanlage in ± innigem Zusammenhang steht; Kotyledonen 2. — Sträucher oder Bäume mit schuppenförmigen, nadelförmigen oder öfter mit langen linealischen, lanzettlichen oder auch bis eiförmigen Blättern; blattähnliche Kurztriebe bei *Phyllocladus*.

Unterfam. *Pherosphaeroideae*. Epimatium fehlend, Carp. wenige, Samenanlage am Grunde des Carp. aufrecht. Blätter schuppenförmig.  
*Pherosphaera*.

Unterfam. *Podocarpoideae*. Epimatium entwickelt, vom Integument der Samenanlage frei oder mit ihm verwachsen.

*Microcachrys*, *Saxegothaea*, *Dacrydium*, *Acnopyle*, *Podocarpus*.

Unterfam. *Phyllocladoideae*. Epimatium fehlend, Same von einem Arillus umgeben. Sträucher oder Bäume mit blattähnlichen Phyllocladien.  
*Phyllocladus*.

3. Familie *Araucariaceae*. ♂ Blüten groß, zapfenförmig, axillär oder an kurzen Zweigen endständig; Stam. zahlreich spiraling, Filament in eine derbe Antherenschuppe verbreitert, Sporangien in größerer Anzahl, frei, linealisch. ♀ Zapfen an kurzen Zweigen endständig, Fruchtzapfen groß, rundlich, zerfallend; Carp. sehr zahlreich, spiraling dicht deckend, meist breit, selten schmäler und konisch, geflügelt oder ungeflügelt, mit verdicktem Ende, das von außen allein sichtbar den Fruchtzapfen gefeldert erscheinen lässt, bei *Araucaria* mit abgesetzter, scharfer Spitze; Ligularschuppe bei *Araucaria* entwickelt, schmäler als Carp., ihm oberseits größtenteils angewachsen, nur an der Spitze frei, bei *Agathis* fehlend; Samenanlage 1, mit der Mikropyle der Basis des Carp. zugekehrt, bei *Araucaria* in das Gewebe der Ligularschuppe eingesenkt, bei *Agathis* frei; Kotyledonen 2, selten 4, Keimung unterirdisch oder oberirdisch. — Baumförmige Arten der südlichen Hemisphäre, mit breiten oder nadelartigen, zusammengedrückten Blättern.  
*Araucaria*, *Agathis*.

4. Familie *Cephalotaxaceae*. ♂ Blüten in kurzgestielten, rundlichen, axillären Blütenständen oder in kurzen, an Stelle eines Zweiges stehenden Ähren (*Amentotaxus*); Stam. mit kurzem Filament und meist 3 ± freien Sporangien. ♀ Blüten in den Achseln von Schuppen am Grunde von später auswachsenden Zweigen, kurz gestielt, mit mehreren Paaren von Carp., diese mit je 2 Samenanlagen; Samen nur 1–2 in der Blüte entwickelt, groß, Schale mit fleischiger Außenschicht und dünner, holziger Innenschicht; Embryo groß,

mit 2 Kotyledonen. — Sträucher oder Bäume mit dicht zweiseitig beblätterten Zweigen, Blätter schmal linealisch.

*Cephalotaxus, Amentotaxus.*

5. Familie **Pinaceae**. ♂ Blüten am Grunde meist mit Schuppenhülle; Stam. zahlreich, Sporangien 2, der Antherenschuppe unterseits völlig angewachsen, Pollenkörner allermeist mit Flugblasen. ♀ Blütenzapfen mit vielen spiraling gedrängten, schuppenblattförmigen Carp. (= Deckschuppen), diese auf der Oberseite die ihr nur an der Basis angewachsene, sonst freie, flache Fruchtschuppe tragend, letztere auf ihrer Oberseite (Innenseite) mit 2 umgewendeten, die Mikropyle nach der Basis der Fruchtschuppe richtenden Samenanlagen. Fruchtzapfen holzig, bis zur Reife geschlossen, wesentlich von den stark vergrößerten Fruchtschuppen gebildet, Deckschuppen ganz verkümmert oder auch vergrößert, aber stets schmäler und dünner als die Fruchtschuppen bleibend; Same allermeist einseitig geflügelt; Embryo mit mehreren Kotyledonen. — Bäume, sehr selten kriechende Sträucher mit nadelförmigen, spiraling gestellten Blättern.

Unterfam. **Abietoideae**. Nur Langtriebe, oder Langtriebe und Kurztriebe, dann letztere mit vielen büschelig gestellten Nadelblättern. ♂ Blüten einzeln axillär, oder selten (*Keteleeria*) in terminalen Gruppen aus einer Knospe.

*Abies, Keteleeria, Pseudotsuga, Tsuga, Picea, Pseudolarix, Larix, Cedrus.*

Unterfam. **Pinoideae**. Langtriebe und Kurztriebe, erstere nur mit Schuppenblättern, letztere proleptisch entwickelt mit Schuppenblättern und ausdauernden Nadelblättern in beschränkter Zahl. ♂ Blüten am Grunde der jungen Langtriebe ährenartig gehäuft. Fruchtschuppe meist mit Apophyse.

*Pinus.*

6. Familie **Taxodiaceae**. ♂ Blüten klein, einzeln terminal oder axillär oder kopfig gehäuft oder in rispenartigen Blütenständen (*Taxodium*); Stam. mit kurzem Filament und breiter Antherenschuppe, von deren unterem Rand 2—9 freie Sporangien herabhängen. ♀ Blütenzapfen einzeln terminal, mit ± zahlreichen, spiralingen, schuppenblattförmigen Carp.; Fruchtschuppe oder Schuppenwulst ± ausgebildet (bei *Taiwania* 0); Samenanlagen 2—9 aufrecht oder umgewendet. Fruchtzapfen holzig oder holzig-lederig, rundlich, aufspringend; Samen mit schmalem Flügelrand. — Hohe Bäume mit schuppenförmigen oder größeren, nadelförmigen bis sichelförmigen (*Cunninghamia*) Blättern; bei *Taxodium* sympodialer Aufbau.

Unterfam. **Sciadopityoideae**. Langtriebe mit kleinen Schuppenblättern; axilläre nadelflattartige, nackte Kurztriebe wirtelartig gedrängt.

*Sciadopitys.*

Unterfam. **Taxodioidae**. Kein ausgesprochener Gegensatz zwischen Langtrieben und Kurztrieben, oder Kurztriebe beblättert, abfallig (*Taxodium*).

*Sequoia, Taxodium, Glyptostrobus, Cryptomeria, Athrotaxis, Taiwania, Cunninghamia.*

7. Familie **Cupressaceae**. Blüten an oft verkürzten Zweigen terminal, oder axillär, Stam. und Carp. gegenständig oder gewirkt. Stam. mit breiter Antherenschuppe, die einseitig oder schildförmig entwickelt ist, und 3—5 freien Sporangien. Carp. mit 1 bis vielen aufrechten Samenanlagen, selten Carp. 0 und 1—3 Samenanlagen terminal; Schuppenwulst der Carp. ± entwickelt. Fruchtzapfen holzig, geöffnet, oder Beerenzapfen (*Juniperus*), oder Steinzapfen (*Arceuthos*); Samen ungeflügelt oder mit Flügelrand; Kotyledonen meist 2, selten bis 5—6. — Reich verzweigte Sträucher oder Bäume; Blätter dekussiert oder in Dreierwirkteln, Jugendblätter nadelförmig, Folgeblätter seltener nadelförmig, meist schuppenförmig.

Unterfam. **Thujoideae**. Zapfen reif holzig; Schuppen klappig auseinanderweichend oder dachig deckend.

*Actinostrobus, Callitris, Tetraclinis, Callitropsis, Widdringtonia, Fitzroya, Diselma, Thuja, Libocedrus, Fokienia.*

Unterfam. **Cupressoideae**. Zapfen reif holzig, mit schildförmigen, klappig aneinandergepreßten, zuletzt klaffenden Schuppen.

*Cupressus, Chamaecyparis.*

Unterfam. **Juniperoideae**. Zapfen reif  $\pm$  fleischig, aus den verwachsenen Schuppen gebildet; Carp. mit 1—2 Samenanlagen, oder Samenanlagen am ♀ Sprößchen terminal.

*Arceuthos, Juniperus.*

## Geographische Verbreitung der Coniferae

von

**A. Engler.**

Obwohl in dieser zweiten Auflage der Pflanzenfamilien die einzelnen Verwandtschaftsgruppen der Coniferen als selbständige Familien behandelt werden, empfiehlt sich doch eine zusammenfassende Besprechung ihrer geographischen Verbreitung, insbesondere des Anteils, den die Klasse der Coniferen mit der Gesamtheit ihrer Familien an der Vegetation der einzelnen Florenegebiete, an deren Provinzen und Unterprovinzen hat. Die geographische Verbreitung der C. ist von ganz besonderer Wichtigkeit. Zwar kennen wir gegenwärtig nur 46 lebende Gattungen mit etwa 400 Arten, Zahlen, welche hinter den entsprechenden vieler anderer Reihen von Familien bedeutend zurückstehen; aber die große Mehrzahl der Coniferen wird von gesellig wachsenden Bäumen und Sträuchern gebildet, welche durch ihr massenhaftes Auftreten in einzelnen Gebieten einen ganz hervorragenden Anteil an der Vegetationsdecke der Erde haben, so daß in der Tat ausgedehnte Gebiete vorzugsweise durch einzelne daselbst dominierende Coniferen charakterisiert sind. Wiewohl auch bei den Coniferen, wie bei vielen anderen Familien, die einzelnen Arten hinsichtlich ihrer Existenzbedingungen Verschiedenheiten zeigen, so stellen sie doch im allgemeinen ähnliche Anforderungen, was sich schon aus der großen Zahl der im ozeanischen Klima der gemäßigten Zone kultiviert gedeihenden Arten ergibt. Ein Blick auf eine pflanzengeographische Karte, auf welcher die Areale der Coniferen eingetragen sind (vgl. die zweite Karte in meinem Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, 1879), zeigt zunächst, daß die Coniferen besonders auf der nördlichen Hemisphäre weit verbreitet sind\*). Die vielfach gewundene, in Norwegen und Ostsibirien (stödlich vom Taimyrland bei 72°), sowie auch im nordwestlichen Amerika den Polarkreis mehrfach überschreitende, in den das Beringsmeer einschließenden Teilen Asiens und Nordamerikas, sowie im östlichen Nordamerika weit unter den Polarkreis (in Labrador bis zu 52°) sinkende Polargrenze der Baumvegetation ist im großen und ganzen auch die nördliche Polargrenze für die jetzt lebenden Coniferen; die Südgrenze auf der nördlichen Hemisphäre wird stellenweise durch die weiten Steppengebiete Zentralasiens und die Präriengebiete Nordamerikas gebildet; ganz erheblich wird jedoch die durch diese trockenen Gebiete gezogene Grenze überschritten im Mittelmeergebiete, in den Gebirgen Zentralasiens und dem Himalaya, sowie auch in den Gebirgen Nord- und Zentralamerikas, in deren oberen Regionen die Coniferen  $\pm$  reichlich entwickelt sind. Im westlichen Asien finden wir die Coniferen bis zu 30° reichlich und stellenweise (auf den Gebirgen der Philippinen und Sundainseln) auch noch in der äquatorialen Zone vertreten, im pazifischen Nordamerika sind sie an den Gebirgen bis zu 34° nördl. Br. sehr reich entwickelt und vom atlantischen Nordamerika, wo sie, abgesehen von den längs der Ostküste sich ausdehnenden Pinebarrens gegenüber der mannigfaltigen Vegetation dikotyledoner Laubbäume in den Wäldern mehr zurücktreten, können wir ihre Spuren noch bis nach Guatamala, sowie bis nach Kuba und Jamaika verfolgen. Gegenüber dieser reichen Entwicklung auf der nördlichen Hemisphäre tritt die Verbreitung der Coniferen auf der südlichen Hemisphäre erheblich zurück. Der größte Teil Afrikas nördlich des Äquator entbehrt der *Pinaceen*, *Taxodiaceen* und *Taxaceen* gänzlich; denn abgesehen vom Atlas beherbergen nur noch Abyssinien und die Hochgebirge Ostafrikas bis zum Kingagebirge Bestände von *Juniperus procera*, dieselben Hochgebirge von Abyssinien bis zum östlichen Kapland Arten der in tropischen und subtropischen Gebieten namentlich der südlichen Hemisphäre weit verbreiteten Gattung *Podocarpus*, welche auch auf S. Thomé, sowie auf Madagaskar angetroffen wird. In Südafrika aber sind von den Milanji-Bergen des südlichen Nyassa-

\*) Für die nordpolare Baumgrenze vgl. auch die Karte Nr. II in Drude's Handbuch der Pflanzengeographie und Brockmann-Jerosch's Skizze der nordpolaren Baumgrenze in Englers Botan. Jahrb., Bd. XLIX, Beiblatt Nr. 109, Tafel VII (1913).

landes bis in die Küstengebiete des Kaplandes und auf Madagaskar einige Arten von *Widdringtonia* in Resten ehemals größerer Bestände vorhanden. Reichlicher treten die Coniferen auf den Gebirgen des malayischen Archipels auf, von wo aus eine Abnahme nach Polynesien bis zu den Fidschiinseln hin, eine bedeutende Zunahme aber durch Ostaustralien bis Tasmanien, nach Neukaledonien und dem südlichen Neuseeland, anderseits über die Philippinen und durch das subtropische Ostasien nach den Hochgebirgsregionen Westchinas und Formosas, sowie überhaupt nach dem temperierten Ostasien zu konstatieren ist. Ebenso ist in Südamerika, den Anden entlang vom Äquator nach Süden, sowohl nach Massenhaftigkeit des Auftretens wie nach Zahl der Arten, eine erhebliche Zunahme der Coniferen wahrzunehmen; erst südlich von  $50^{\circ}$  südl. Br. gegen die Magelhãesstraße hin findet eine Abnahme statt. Im östlichen Teile Südamerikas ist nur Brasilien durch einzelne Coniferen ausgezeichnet. Aus diesen Angaben ergibt sich, daß die Coniferen an der Zusammensetzung der tropischen Vegetationsformationen keinen oder nur einen sehr geringen Anteil nehmen, daß sie in den Vegetationsformationen der Savanne, Steppe und Wüste gänzlich fehlen, daß sie dagegen in den Gebieten und Regionen gedeihen, welche die zur Holzbildung ausreichende Vegetationsdauer gewähren und sich meist reichlicher atmosphärischer Niederschläge erfreuen. Demzufolge sind die Coniferen auch in den höheren Gebirgen der Tropenländer anzutreffen, wenn dieselben wie die Anden und der Himalaya mit den der Coniferenvegetation günstigen extratropischen Gebieten genügend verbunden sind oder waren. Mehrere subxerophile und sogar xerophile Arten gibt es in den Gattungen *Cupressus*, *Juniperus* und *Pinus*. In dem Gesamtareal der Coniferen ist die Verteilung der einzelnen Arten und Gruppen eine sehr ungleiche. In den nördlichen Gebieten, in welchen die Coniferen so ausgedehnte Flächen bedecken, ist die Zahl der Arten nur gering; die größte Mannigfaltigkeit zeigen die Coniferen in den den Stillen Ozean einschließenden Ländern Ostasiens und Nordamerikas. Während die Familien und Gruppen der *Podocarpaceae*, *Taxodiaceae* und *Cupressaceae* auf der nördlichen und südlichen Hemisphäre verbreitet sind, treffen wir die *Abietoideae*, fast alle *Pinoideae*, die *Cephalotaceae* und *Taxaceae* ausschließlich auf der nördlichen, die *Araucariaceae* gegenwärtig mit Ausnahme einiger *Agathis* auf der südlichen Hemisphäre an.

Würde man nur die heutige Verbreitung der Coniferen kennen, dann könnte man leicht zu der Ansicht kommen, daß ihre Heimat in den Küstenländern des Stillen Ozeans von  $60^{\circ}$  N bis etwa  $55^{\circ}$  S zu suchen sei und daß sie sich von diesen Küstenländern auf die Kontinente einerseits westwärts, anderseits ostwärts vom Ozean verbreitet hätten. Wir finden in diesen Küstenländern nördlich vom Äquator fast alle jetzt lebenden Gattungen der Taxaceen und der Pinaceen, die meisten der Taxodiaceen und Cupressaceen, auf der südlichen Hemisphäre neben einzelnen Gattungen der beiden letztgenannten Familien auch die Gattungen der Podocarpaceen und Araucariaceen. Aber wir kommen zu einem anderen Schluß, wenn wir uns auch mit der Verbreitung der ausgestorbenen Coniferen und mit der ehemaligen Verbreitung jetzt noch lebender bekannt machen. Während wir bei den Familien der Angiospermen aus dem Studium ihrer fossilen Reste nur verhältnismäßig selten bei der wissenschaftlichen Bestimmung rechte Befriedigung gewinnen, ist dies bei fossilen Coniferen-Resten viel mehr der Fall. Da die Coniferen als Gehölze und bei ihren charakteristischen in der Mehrzahl holzigen Fruchtgebilden, auch als gesellig wachsende Pflanzen zur Erhaltung in fossilem Zustande besonders geeignet sind, sind wir in der Lage, mit ihrer gegenwärtigen Verbreitung auch einen Teil ihrer ehemaligen Areale zu vergleichen.

Zunächst ergibt sich folgendes: Das nördliche extratropische Florenreich enthält bei weitem die Hauptmasse aller Coniferen, wie in der Gegenwart, so auch in der Vergangenheit, nur mit dem Unterschiede, daß die nördliche Baumgrenze viel weiter gegen den jetzigen Nordpol hin vorgeschoben war. In den arktischen, jetzt durch lang andauernden Lichtmangel und Ruheperiode, demzufolge durch Baumlosigkeit charakterisierten Ländern existierten, wahrscheinlich bei anderer Lage der Erdachse und der Pole, von der Juraperiode bis gegen das Ende der Tertiärperiode, zahlreiche Coniferen, bei denen die Ähnlichkeit und Übereinstimmung mit den jetzt lebenden Coniferen des nördlichen extratropischen Florenreichen um so mehr hervortritt, als sie jüngeren Formationen angehören. Während gegenwärtig nur *Larix davurica* Turcz. in Ostsibirien den  $70^{\circ}$  n. B. an der Bogenida bei  $71,25^{\circ}$  und an der Nowaja bei  $72,50^{\circ}$  überschreitet, hat man selbst noch in

den miocänen, aber verhältnismäßig jungen Lagerstätten von Grinnelland, unter  $81^{\circ} 46' n.$  B. *Picea*, *Taxodium* und *Pinus*-Arten fossil gefunden. Während ferner gegenwärtig nur wenige Arten im subarktischen Asien und Amerika vorkommen, existierten in der miocänen Zeit in Grönland bei Atanekerdluk unter  $70^{\circ} n.$  B. Vertreter der Gattungen *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sequoia*, *Pinus*, in Spitzbergen unter  $78^{\circ} n.$  B. *Glyptostrobus*, *Taxodium*, *Sequoia*, *Pinus*, *Picea*, *Tsuga*. Es waren ferner höchst wahrscheinlich während der miocänen Periode in Grönland die Gattungen *Juniperus*, *Thuja* und *Torreya*, in Spitzbergen *Libocedrus*, *Pinus* und *Juniperus* vertreten; *Sequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus* existierten auch in Sibirien; *Thuja* § *Biota* auf Sachalin; *Taxodium* in Alaska; *Taxodium*, *Glyptostrobus* im nordwestlichen Amerika (Frazerfluß, Vancouverinsel, Washington Territory); *Sequoia*, *Pinus*, *Picea* auf Island. Die Gattungen *Sequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus* lebten während dieser Zeit aber auch in Mitteleuropa, *Glyptostrobus* auch im mittleren Nordamerika (Nebraska); *Taxodium* findet sich sogar bei Orenburg, gegenwärtig dem Gebiet der Kirghisensteppe angehörig, fossil. In Mitteleuropa waren ferner um diese Zeit, allerdings weniger reichlich als die oben genannten Gattungen, *Abies* (Schweiz, Österreich), *Picea* (Steiermark), *Larix* (Österreich), *Pinus*, *Libocedrus*, *Thuja* (Samland), *Tetraclinis* (Böhmen und Mähren) entwickelt. Wie bis in die Tertiärzeit die C. Teile der nördlichen Hemisphäre bewohnten, welche jetzt vom Nordpol nur  $10-20^{\circ}$  entfernt neben oder unter Eis liegen, so reichten auch auf der südlichen Hemisphäre die Araucaria viel weiter nach Süden als gegenwärtig. *Araucaria araucana* geht jetzt nur wenig über  $40^{\circ} s.$  B. hinaus; aber fossil findet sich Araucarienholz auf den Kerguelen unten  $50^{\circ} s.$  B., ferner wurden Araucarienreste an der Magelhæs-Straße etwa unter  $55^{\circ}$  und auf der südlichen Shetlandinsel Seymour unter  $64^{\circ} s.$  B. aufgefunden.

Auch ist es von Interesse, festzustellen, wie weit jetzt lebende Gattungen in ältere Formationen zurückverfolgt werden können und wie sie früher, weit entfernt von ihrem jetzigen Areal, namentlich in Europa existierten. Zapfenschuppen von *Araucaria* (*Araucarites*) *Delafondii* Zeill. sind aus dem Rotliegenden Frankreichs bekannt geworden, *A. Brodiei* Carr. vom Unteren Jura in England, *A. cutchensis* Feistmantel aus der Gondwana-Formation des nordwestlichen Indiens. Schon im Jura müssen sich die Sektionen der Gattung *Pinus* entwickelt haben, da dieselben in der Kreide schon vorhanden sind. Im Unteren Weißen Jura beginnt auch die Gattung *Widdringtonia* aufzutreten, welche im Tertiär von Südfrankreich bis Grönland verbreitet ist. Auch erscheint schon *Thuja* (*Thujites*). In der Unteren Kreideformation finden sich schon folgende Gattungen der *Pinaceae*: *Cedrus*-artige Hölzer und cedroide Zapfen von *Cedrostrobus* Stöpes, *Pinus* Sect. *Pinaster*, Sect. *Strobo-Cembra*, Sect. *Cedro-Cembra* (Belgien). Von *Taxodiaceae* derselben Formation sind zu nennen: *Glyptostrobus* (Grönland), *Sequoia* (Grönland, England, Boulogne), *Sciadopitys* (*Crameri* in Grönland), *Athrotaxites* *Ungeri* Halle (Pataagonien). — In der Oberen Kreide finden sich von *Pinaceae*: *Pinus*, außer den genannten Sektionen noch Sect. *Taeda*, *Strobus*, *P. Nathorstii*, *P. Quenstedtii*; *Picea protopicea* Velenovský; ferner von *Taxodiaceae*: *Cryptomeriopsis* (Japan), *Cunninghamiostrobus yubariensis* Stöpes et Fujii; von *Cupressaceae*: *Tetraclinis* *Reichii* (Ettingshaus.) (Böhmen und Mähren), *Frenelopsis* *Hoheneggeri* Ettingsh., wahrscheinlich *Callitris* (in Europa und Nordamerika), *Libocedrus*. Auch wird auf Grund von Blättern und Hölzern das Auftreten von *Podocarpus* in der Kreide und im Tertiär Europas angenommen. — Im Eocän tritt in der nördlichen Hemisphäre verbreitet und bis in das Gebiet der heutigen Arktis reichend *Glyptostrobus europaeus* Heer auf, sodann finden sich in Braunkohlenlagern Europas häufig *Sequoia Langsdorffii* Heer (verwandt mit *S. sempervirens*) und *S. Couttsiae* Heer (verwandt mit *S. gigantea*), erstere bis in das Pliocän nachgewiesen und häufiger als letztere. Im Eocän Englands finden sich Zweige und Zapfen eines der *Cryptomeria japonica* höchstwahrscheinlich zugehörigen Baumes. An die eocäne Flora schließt sich die oligocäne an, von der hauptsächlich die Bernsteinflora besonders interessant ist. In dieser sind nach den langjährigen Untersuchungen von Goeppert und Menge, sowie durch Conwentz die Bernstein liefernden *Pinaceen* *Pinus succinifera* (Goepp. et Menge) Conw. (Sect. *Parrya*), *P. silvatica* Goepp. et Menge, *P. baltica* Conw., *P. cembriifolia* Casp. (Sect. *Cembra*), *P. banksianoides* Goepp. et Menge, *Picea Engleri* (Sect. *Omorika*) vertreten, von *Taxodiaceen* die Gattungen *Sequoia* (*Langsdorffii*), *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sciadopitys*; von *Cupressaceen* die Gattungen *Widdringtonia*, *Libocedrus salicinoides*, *Thuja orientalis* und *Th. occidentalis*, außer diesen noch einige Formen von unsicherer Bestim-

mung. — Im Miocän ist von Taxodiaceen außer den bis zum Pliocän von Südeuropa bis Spitzbergen, durch Sibirien bis Sacchalin, durch Nordamerika bis Grönland verbreiteten *Taxodium distichum*, *Glyptostrobus europaeus* und *Sequoia Langsdorffii*, besonders bemerkenswert das Vorkommen von *Sciadopitys tertiaria* Menzel, von welcher Blätter und Reste ♂ und ♀ Blüten in der niederrheinischen Braunkohlenformation aufgefunden wurden. In derselben Periode treten auf die Pinaceen *Cedrus miocenica* Lauby in Frankreich, *C. spec.* in der Grafschaft Glatz, *C. Lopatini* Heer in Sibirien zwischen Tomsk und Krasnojarsk, *Larix decidua*, *Tsuga europaea* Menzel in der niederrheinischen Braunkohlenformation, *Pseudotsuga miocenica* Bill. in der schlesischen Braunkohlenformation. Im Pliocän konnte nachgewiesen werden: *Abies alba* Mill. bei Frankfurt a. M., Zapfen von *Keteleeria*, ebenda, Samen von *Cephalotaxus* ebenda und die Taxacee *Torreya* im Maintal und Südfrankreich. — Endlich sind aus dem Diluvium zu erwähnen: *Picea omorikoides* Weber im Praeglacial Sachsens und *Thuja occidentalis* im Unteren Diluvium von Weimar.

Zu diesen Fossilien jetzt lebender Gattungen kommen nun andere ausgestorbene, nämlich: *Voltzia* Brongn. (Taxodiacee) in der Zechsteinformation und in der Buntsandsteinformation der Vogesen; vom Rhät bis zum Lias Europas: *Cheirolepsis* Schimp. und *Swedenborgia* Nathorst (Taxodiac.), *Pityospermum* Nathorst (Pinac.); *Leptostrobus* Heer (Taxodiac.) im Jura Sibiriens; die Cupressacee *Echinostrobus* im Weißen Jura von Solnhofen; die Cupressacee *Phyllostrobus* im Oberen Jura des südlichen Englands; *Geinitzia* Heer in der Oberen Kreide des Harzgebietes und von New York; *Ceratostrobus* Velenovský in der Oberen Kreide Böhmens (beide Taxodiac.). Aus allen diesen Angaben geht hervor, daß bis in die jüngere Tertiärperiode in Nord- und Mitteleuropa ein ozeanisches Klima wie in Japan und den benachbarten pazifischen Küstenländern herrschte und die Coniferenflora Nord- und Mitteleuropas mit derjenigen Grönlands, wahrscheinlich aber auch mit derjenigen des südlichen Zentralasiens einen ähnlichen Charakter hatte wie die heutige japanische und die des heutigen westlichen Nordamerika.

Dieser reichen ehemaligen Entwicklung der C. im heutigen arktischen Gebiete und in Europa steht die eigentümliche Tatsache gegenüber, daß von denselben bis jetzt im Gebiete der östlichen Vereinigten Staaten nur wenige (z.B. *Glyptostrobus*, *Taxodium*, *Arthrotaxis* (?)) nach Berry in der Wilcox-Flora des südöstlichen Nordamerika) fossil nachgewiesen sind und daß mit Ausnahme von *Araucaria*, von welcher fossile Arten in Ostasien gefunden wurden, keine der jetzt lebenden Gattungen fossil in Indien aufgefunden ist; wir haben also allen Grund zu der Annahme, daß für die im nördlichen extratropischen Florenreiche lebenden C. die ursprüngliche Heimat teils in den gegenwärtig baumlosen arktischen Ländern, teils in Nord- und Mitteleuropa, sowie in dem extratropischen Asien und in dem nordwestlichen Amerika zu suchen ist. Von den Podocarpaceen aber möchte ich annehmen, daß ihre Hauptentwicklung auf der südlichen Hemisphäre zu beiden Seiten des Stillen Ozeans stattgefunden hat und nur *Podocarpus* über den Äquator hinweg sich nach Norden verbreitet hat, doch ist die Möglichkeit, daß der Podocarpaceen-Typus vom mittleren Ostasien aus seine fortschreitende Entwicklung nach Süden und dann erst vom Südpolarkontinent aus längs der meridionalen Gebirge nach Norden genommen hat, nicht zu bestreiten. Wie mag es aber im Tertiär in Sibirien mit der Coniferen-Flora ausgesehen haben? Im Gegensatz zu Europa fehlen uns zahlreiche Untersuchungen von Lagerstätten fossiler Pflanzen. Wir wissen nur, daß *Taxodium* bei Orenburg und *Cedrus Lopatini* zwischen Tomsk und Krasnojarsk existierte. Das genügt nicht, um die große Übereinstimmung von Gattungen der C. in Europa, Ostasien und im westlichen Nordamerika zu erklären. Da ist nun von großer Bedeutung das Vorkommen so vieler Gattungen im Arktotertiärgebiet von Spitzbergen und Grönland, welche teils zu derselben Zeit von der Kreide bis in die Tertiärperiode, teils erst später gegen die Eiszeit beim Herabsinken der mittleren Jahreswärme längs der Meridiane nach Süden wandernd nach Nordeuropa, nach Korea und Japan, sowie nach Alaska, Kolumbien, Nevada, Kalifornien und dem atlantischen Nordamerika gelangten. Das sibirische Meer war einer Wanderung der Coniferen nach Süden hinderlich. Aber es gab noch einen andern Weg, um eine gewisse Übereinstimmung der Coniferen-Gattungen in Ostasien und Europa zu bewirken. Von den ostasiatischen Inseln und Küstenländern konnten die Gattungen leicht nach Westchina und dem Himalaya, von dem Küstenland des Ochotzkischen Meeres über Baikalien nach dem Altai und Tian-schan, von hier und dem Himalaya nach dem Kaukasus und den euxinischen Gebirgen und von hier über die Balkanländer nach dem übrigen Europa vordringen. Auf

letzterem Wege erfolgte auch, nachdem in der Eiszeit die vorher so reiche Flora von Coniferen-Gehölzen nördlich der europäischen Hochgebirge teils ganz vernichtet, teils auf einzelne Reste an geschützten Lagen eingeschränkt worden war, eine Neubesiedlung durch die von Osten vorrückenden Arten. In den pazifischen Ländern konnten, da Verschiebungen der Areale nach Süden und dann wieder nach Norden leichter möglich waren, als in dem von einem langen, west-östlich verlaufenden Hochgebirgszug durchzogenen Europa, auch die Weiterentwicklung mehrerer Gattungen, namentlich der Pinaceen und Cupressaceen, zu größerem Artenreichtum in den reich gegliederten Ländern vor sich gehen.

Dies nur im allgemeinen. Bezüglich der einzelnen Gattungen vgl. man die Angaben von Dr. Kräusel über die fossilen Arten der lebenden Gattungen und über die ausgestorbenen Gattungen.

Es sei nun noch in Folgendem auf die wichtigeren C. der einzelnen Florengebiete hingewiesen.

In dem subarktischen Florengebiete können wir drei Provinzen, die nordeuropäische, nordsibirische und nordamerikanische, unterscheiden. In der nordeuropäischen Provinz sind *Picea excelsa* (Lam.) Link\*) und *Pinus silvestris* L. als waldbildende Bäume von der größten Bedeutung; erstere, nach Süden bis in die Gebirge des Mittelmeergebietes verbreitet, erreicht in Norwegen ihre Nordgrenze am Vorgebirge Kunnen bei 67° und im östlichen Finnmarken bei 69° 30'; vom Osten der Halbinsel Kola zieht sich in südöstlicher Richtung bis zum Zusammenflusse der Wjatka und Kama (55° 29') ihre Ostgrenze. Die von unserer gewöhnlichen Fichte nur wenig verschiedene, in den Grenzbezirken allmählich in dieselbe übergehende und nur als geographische Varietät anzusehende sibirische Fichte, var. *obovata* Ledeb., kommt im nördlichen Norwegen stellenweise schon mit der ersten vermischt vor; von Kola an bildet sie große Bestände im europäischen Rußland, in den Gouvernements Archangelsk, Wologda, Wjatka, Perm, teils allein, teils im Gemenge mit Lärchen, Zirbeln, sibirischer Edeltanne (*Abies sibirica*) und Birken; jenseits des Ural ist sie in der nordsibirischen Provinz bis an das Ochotzkische Meer verbreitet; sie findet sich aber auch in der Schweiz. Eine andere nordeutsche Varietät, *jennica* Regel, findet sich auch im nördlichen Norwegen, sowie in Finnland, und eine dritte geographische Varietät, welche noch weitere Beachtung verdient, ist var. *alpestris* Brügg., welche in deutschen Mittelgebirgen, den Schweizer, Tiroler und Niederösterreichischen Alpen entstanden ist. Während die Fichte im südlichen Norwegen bis 1000 m aufsteigt, wird sie in den südlichen Alpen noch bei 2200 m angetroffen. Neben der gewöhnlichen und der sibirischen Fichte bildet im nördlichen Europa auf trockenem Boden die Kiefer, *Pinus silvestris* L., große Bestände; in südlicher Richtung bis Westspanien, Kleinasien und Persien verbreitet, erreicht sie ihre Nordgrenze in Norwegen bei Alten unter 70°, am Porsanger Fjord bei 70° 20', von da sinkt meistens ihre Grenze in südöstlicher Richtung, bis sie den Ural bei etwa 64° trifft; jenseits desselben ist sie über die Lena hinaus bis zum Südabhang des Werchojanskischen Gebirges verbreitet. Die Südgrenze geht von 37° in der Sierra Nevada durch Südfrankreich, die Sealpen, Oberitalien, die Siebenbürgischen Karpaten nach Südrussland bei etwa 50°; doch umfaßt ein isoliertes Gebiet noch die Gebirge der Krim, Teile vom Kaukasus, Kleinasien und Persien. Mit der Kiefer zusammen erstreckt sich der gewöhnliche Wachholder, *Juniperus communis* L., bis nach Ostsibirien und geht noch darüber hinaus bis Kamtschatka. Der Zwergwachholder, *Juniperus communis nana* (Willd.), findet sich auf den Gebirgen Skandinaviens, auf dem Ural, am Jenissei und auf den sibirischen Gebirgen und tritt auch in der nordamerikanischen Seenprovinz auf. Auf der Halbinsel Kola an den sandigen Abhängen des Imandra-Sees und um die Waldgrenze in der steinigen Tundra-Region der Umpetke-Berge findet sich der neuerdings als Art unterschiedene niederliegende und mit breiten ± kahnförmigen Blättern versehene *J. Niemannii* Wolf, welcher scheinbar zwischen *J. communis* und *J. nana* in der Mitte steht, in der Kultur (in Petersburg) aber aufrecht wird und schmalere Blätter bei längeren Internodien entwickelt. In der nordsibirischen Provinz sind als hervorragende Waldbäume außer den bereits genannten noch die Arve oder Zirbelkiefer, die sibirische Edeltanne und die sibirischen Lärchen zu merken. Die Arve, *Pinus cembra* L., ist in Sibirien weit nach Norden verbreitet,

\*) Den Autor der Art habe ich nur da hinzugefügt, wo die Art zum erstenmal erwähnt wird.

am Ob bis  $66^{\circ}$ , am Jenissei bis  $68^{\circ}$ , an der Lena bis  $60^{\circ}$ , am Aldonfluß bis  $56^{\circ}$ ; westlich vom Ural findet sich die Arve noch in ausgedehnten Beständen in den Gouvernements Perm, Wjatka, Wologda, westlich bis zu den Quellen der Waga ( $61^{\circ}$ ), nördlich bis in das Petschoragebiet bei  $65^{\circ}$ ; auf ihre Verbreitung in den Alpenländern und Karpathen soll später eingegangen werden. In Ostsiberien tritt schon die durch das nördliche Japan verbreitete *Pinus cembra* subsp. *pumila* (Regel) Palla mit den Varietäten *subarctica* Rikli (im Norden) und *alpina* Rikli in den Alpen und Karpathen auf. Die sibirische E deltan ne, *Abies sibirica* Ledeb. [*A. pichta* (Fisch.) Forb.] kommt mit der sibirischen Fichte häufig zusammen vor und ist östlich bis Daurien und Kamtschatka, südlich bis in das Altaigebirge, nördlich am Jenissei bis  $65^{\circ} 55'$  verbreitet und erstreckt sich westlich wie die Zirbel bis in die Gouvernements Perm, Wjatka, Wologda, ja sogar noch bis in die Gouvernements Kasan und Kostroma. Mit *A. sibirica* nahe verwandt sind folgende Varietäten und Arten des temperierten Ostasiens: *A. nephrolepis* Maxim. (Mandschurei, Amurgebiet, Schensi, Korea), *A. holophylla* Maxim., *A. gracilis* Komarov in Kamtschatka. Die sibirische Lärche, *Larix sibirica* Led., ist ebenfalls durch fast ganz Sibirien bis an das Ochotskische Meer, südlich bis zum Altai, nördlich bis an das Weiße Meer, am Jenissei und Kolyma bis  $69^{\circ}$  anzutreffen; westlich vom Ural ist auch dieser sibirische Waldbaum im Gouvernement Archangelsk an der Dwina und Pinega, sowie in den Gouvernements Orenburg, Perm, Wjatka, Wologda weit verbreitet, so daß es sich vielleicht empfiehlt, die Westgrenze für das nordsibirische Gebiet nicht wie bisher an den Ural zu verlegen, sondern ungefähr längs der Wjatka, Waga und Dwina zu ziehen. Die mit voriger Art nahe verwandte daurische Lärche, *Larix dahurica* Turcz. findet sich namentlich im nördlichen und nordöstlichen Sibirien, Kamtschatka und Daurien; der nördlichste Punkt ihres Vorkommens ist an der Baganida bei  $72^{\circ}$ , wo sie allerdings nur noch als wenig über den Boden sich erhebendes Krummholz auftritt. Verbreitet sind ferner in Ostsiberiens Gebirgen *Juniperus sabina* L. und *J. pseudo-sabina* F. et M. Von eigentümlichen C. des östlichen Sibiriens ist noch zu nennen *Juniperus dahurica* Pall., welche von den sajanensischen Gebirgen bis in das nördliche Amurland hineinreicht. Genaueres betr. Verteilung der sibirischen C. nach Höhenstufen wissen wir namentlich vom Altai. Noch in den unteren, selbst steppenartigen Regionen des Altai und des Sajangebirges erscheint *Pinus silvestris* und bildet, am besten auf feuchtem Sandboden, große zusammenhängende Wälder in der Ebene, besonders an Flüßufern, sowie in den Tälern, meist begleitet von dichtem Unterholz, an dem sich *Juniperus communis*, *J. sabina* und *J. pseudo-sabina* beteiligen. Um 800—900 m ü. M. erscheinen in den Laubholzbeständen der Birken und Pappeln eingesprengt *Abies sibirica* und *Picea obovata*, erstere im Altai häufiger als die Fichte und im Sajangebirge fast allein. Um 1100 m treten *Pinus cembra* und *Larix sibirica* auf; sie finden nach Krassnoff mit Tanne und Fichte ihre Grenze als Bäume, bei 1360 m auf der Nordseite und bei 1700 m auf der Südseite. Während jetzt Tanne und Fichte verschwinden, nehmen Lärche und Zirbeln Krummholzform an. Auf der Südseite herrscht die Lärche allein und dringt mit ihren lichten Beständen bis in die Mongolei vor. Im östlichen Sajangebirge, namentlich im Gebiet der Jenisseiquellen, ist sie der einzige Baum. Dagegen wird auf der Nordseite des Sajan *Pinus cembra* herrschend. Zu bemerken ist noch, daß die hochwüchsige Zirbel dieses Gebirges und Transbaikaliens wegen ihrer kleinen breit eiförmigen Zapfen als *P. coronans* Litwinow unterschieden wurde, doch dürfte sie kaum über den Rang einer Unterart hinausgehen. Abgestorbene mächtige *Larix*-Stämme um 1900 m im mittleren Altai deuten darauf hin, daß hier früher das Klima wärmer war.

Im subarktischen Nordamerika, welches sich vom südlichen Alaska durch Kanada bis Labrador erstreckt und dessen Nordgrenze in der Richtung von NW. nach SO. vom  $69^{\circ}$  bis zum  $58^{\circ}$  verläuft, wird eine nördliche Zone durch lichte Waldbestände der amerikanischen Weißfichte oder Schimmelfichte, *Picea canadensis* (L.) Britton, Stern et Poggenburg (*P. alba* Lk.) und der Spruce-Fichte, *P. Mariana* (Mill.) Britton, Stern et Poggenburg (*P. nigra* Lk.) gebildet; erstere dringt in Labrador bis zu  $59^{\circ}$ , an der Behringstraße bis  $66^{\circ} 44'$ , am Mackenzie bis  $68^{\circ} 55'$ , südlich in den Rocky Mountains bis Montana vor, letztere findet sich in verkrüppelten Exemplaren noch weiter nördlich. Nur wenig bleibt hinter den beiden Fichten die amerikanische Lärche, *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch [*L. americana* Michx., *L. microcarpa* (Lamb.) Desf., *L. pendula* (Ait.) Du Mont de Courset], die ein sehr wertvolles Bauholz

liefert, zurück; ihre Nordgrenze läuft der der Spruce-Fichte nahezu parallel. Um 2—3 Breitengrade südlicher verläuft die Grenze der mit der altweltlichen *Pinus silvestris* nahe verwandten strauchigen oder nur als kleiner Baum auftretenden *Pinus divaricata* Du Mont de Cours, oder *P. Banksiana* Lamb., es sinkt aber diese Grenze erheblich tiefer in Labrador. Im westlichen Kanada etwas weiter südlich, als die Nordgrenze der vorigen, in Labrador aber viel weiter nördlich, zwischen 52 und 55° verläuft die Nordgrenze der *Balsam-tanne*, *Abies balsamea* Mill. Am weitesten nach Norden, sogar bis über die Waldgrenze hinaus dringt *Juniperus communis* L. mit seiner Form *nana* vor.

**Gebiet des atlantischen Nordamerika.\*)** Bleiben wir in Nordamerika und wandern zunächst durch das atlantische, so sehen wir zwar die C. in ihrer Entwicklung erheblich gegen die dikotyledonen Laubgehölze zurücktreten; aber sie sind doch zahlreicher als in Europa und bilden auch wie die europäischen Nadelhölzer oft alleinherrschend ausgedehnte Bestände. Die im subarktischen Amerika herrschenden Arten finden sich alle auch noch im atlantischen. *Picea canadensis* geht hier südwärts bis New York, *P. Mariana* entlang den Alleghanies bis nach dem nördlichen Virginien, wo die auch in Nordkarolina vorkommende *P. australis* Small auftritt, *Larix laricina* bis Westvirginien, dem nördlichen Indiana und Illinois, *Pinus divaricata* bis zum nördlichen Illinois, *Abies balsamea* bis in die höheren Gebirge des südwestlichen Virginien, wie überhaupt diese nördlichen Arten im Süden höhere Regionen bevorzugen.

A. In der Seenprovinz des atlantischen Nordamerika unterscheiden wir

a. die Zone oder Unterprovinz der *Pinus strobus* und die östliche Übergangszone der sommergrünen Laubwälder. In der ersteren sind besonders charakteristisch *Thuja occidentalis* L., *Pinus strobus* L., *Taxus baccata* subsp. *canadensis* (Marsh.) Pilger, *Tsuga americana* (Mill.) Farwell [*T. canadensis* (L.) Carr.], und zwar folgen ihre Nordgrenzen zwischen 52 und 48° etwa in der gegebenen Reihenfolge. Besonders ausgedehnte Wälder bildet die *Weymouthkiefer*, *Pinus strobus*, auf den sandigen Ebenen des Lorenzbeckens; sie findet sich übrigens auch noch wie die *Hemlocktanne*, *Tsuga americana*, auf dem Alleghanygebirge. Sodann ist *Picea rubra* (Lamb.) Link (Red Spruce) zu erwähnen, vom Tal des St. Lorenz und der Prince Edwardinsel verbreitet bis in die nordöstlichen Küstenstaaten und von diesen südwärts durch die Alleghanies bis Nordkarolina. Die *White Cedar*, *Thuja occidentalis*, ist nach Süden bis zu etwa 35° an Ufern von Flüssen und Seen verbreitet. *Taxus canadensis* findet sich namentlich in den Beständen der Hemlocktanne. In den sandigen Kiefernwäldern tritt auch zerstreut oder nur kleine Bestände bildend *P. resinosa* Ait. auf. In den *Tamarack-Sumpfwäldern* herrscht *Larix laricina* vor und *Abies balsamea* ist nicht selten in den Swamps, während *Thuja occidentalis*, *Picea Mariana* und *Juniperus virginiana* L. in ihnen weniger oft angetroffen werden. Sumpfwälder mit Vorherrschen der *Thuja occidentalis*, welche im Osten der Seenprovinz, näher an der atlantischen Küste, häufiger als im Innern anzutreffen sind, werden als *Cedar-Swamps* bezeichnet.

b. In der östlichen Übergangszone der sommergrünen Laubwälder treten die C. sehr zurück; aber auf sandigem oder felsigem Boden sieht man häufig Bestände der der Sektion *Taeda* angehörigen Pitch Pine, *Pinus rigida* Mill. und auf Sumpfboden *Cedar-Swamps* mit *Thuja occidentalis*. Am Strande findet sich auf felsigen Plätzen sowie an sandigen Ufern *Juniperus sabina* L. var. *prostrata* (Pers.) Loud.

B. Die an Laubgehölzen überaus reiche Provinz des sommergrünen Mississippi- und Alleghanywaldes mit den Alleghanies ist sehr arm an C., namentlich in der

Unterprovinz a. der Mississippi-Ohio-Tennesseezonen, in deren mittlerem Teil auf trockenem Kalkboden, so im Hochland nördlich und östlich von Tennessee *Cedar-glades*, lichte Wälder von *Juniperus virginiana* L. auftreten; sie ist weiter südlich auf trockenen Hügeln bis nach Florida verbreitet. Etwas reicher ist die

\*) Für die Besprechung der Verbreitung der C. in dem atlantischen und pazifischen Nordamerika benutzte ich die Verbreitungskarten des vom Forest Service des Department of Agriculture, U. S. Am. 1910 herausgegebenen Forest Atlas.

Unterprovinz b. der Alleghanies. Im nördlichen Teil dieses Gebirges finden wir an den Abhängen noch Kiefernwälder, gebildet von *Pinus strobus*, und *He m - l o c k - T a n n e n w ä l d e r*, bestehend aus *Tsuga americana*. Zu letzterer ist zu bemerken, daß sie vorzugsweise an Bächen vorkommt, während in den südlichen Alleghanies an felsigen Abhängen von 1000—1300 m und auf trockenen Rücken die kleinere *Tsuga caroliniana* Engelm. gedeiht. In den mittleren Alleghanies herrschen in den unteren Regionen Laubgehölze vor; erst in der Höhe von 1300 m erscheint *Abies Fraseri* und bildet Wälder bis zu 2300 m, außerdem tritt hier auch noch *Picea Mariana* auf. An trockenen kiesigen Abhängen der Alleghanies von Pennsylvania bis Nordkarolina und im östlichen Tennessee bildet bis zu 1000 m Höhe ü. M. bisweilen Wälder die mit 2blättrigen Kurztrieben versehene *Pinus pungens* Lamb. Auch greifen in diese Zone *P. virginiana* Mill., *P. glabra* Watt. und *P. taeda* L. über. Der Wald im Osten der Alleghanies berührt sich zum größten Teil mit der immergrünen Provinz der südatlantischen Staaten, aber im Norden geht er über in die nördlichen Pine-barrens von Neu-Jersey und Delaware.

Unterprovinz c. der Pine barrens. Noch im südlichen New-Jersey finden wir in Swamps *Chamaecyparis thyoides* (L.) Britt. (*Ch. sphaeroidea* Spach), zwischen Dünen, welche mit der von Karolina bis Neu-Braunschweig verbreiteten *Pinus rigida*, sowie auch mit *Juniperus virginiana* bestanden sind. Von Süden her erstrecken sich bis in die Pine barrens von New-Jersey *P. serotina* Michx. (nach S. bis Florida) und auch *P. taeda* L. (nach S. bis zur Tampa-Bay in Florida), über New-Jersey hinaus bis Staten Island, *P. echinata* Mill. (= *P. mitis*) (nach S. bis Nordflorida), bis Long Island, *P. virginiana* Mill. (= *P. inops*) (nach S. bis Alabama). Bis Kap May an der Mündung des Delaware reicht die hauptsächlich in der folgenden Provinz verbreitete Sumpfzyppresse *Taxodium distichum*.

C. Die immergrüne Provinz der südatlantischen Staaten. Auch in dieser Provinz ist vorzugsweise die Küstenzone durch Bestände von C. charakterisiert. In dem welligen, bis zu 70 und 100 m ansteigenden Tafelland herrscht die bis 40 m hohe Sumpfkiefer *Pinus palustris* Mill., die auch entlang der Golfküste bis zum Mississippi verbreitet ist. Das niedrige nur bis 10 m aufsteigende, aus sandigem Lehm bestehende Land, welches in den Küstensand und die Küstenstümpe übergeht, war einst von *P. palustris* und *P. caribaea* Morelet, *P. bahamensis* Griseb., *P. heterophylla* Sudw. bedeckt, doch hat jetzt nach dem Fällen der ersten Art letztere besonders überhand genommen; sie geht über Florida, wo sie mit der auch im sandigen Küstenland von Alabama vorkommenden *P. clausa* Vasey zusammentrifft, nach den Bahamainseln, der Isle of Pines, wo sie mit *P. tropicalis* Mor. vergesellschaftet ist, nach Honduras und Guatemala. In dem flachen, häufig überfluteten Teil des Küstenlandes sind auch besonders charakteristisch die Sumpfzyppressenbestände, in denen *Taxodium distichum* meist mit seinem untersten Stammteil in Wasser steht. Im Areal des *T. distichum* zerstreut, auf schwach sumpfigen, sandigen Boden findet sich das meist kleinere *T. ascendens* Brongn. (*T. imbricarium* [Nutt.] Harper), während eine dritte nahestehende, aber zu riesigen Exemplaren sich entwickelnde Art, *T. mucronatum* Ten. (*T. mexicanum* Carr.) auf dem mexikanischen Hochland von 1400—2300 m vorkommt. In der höher gelegenen hügeligen Zone des atlantischen Mischwaldes herrscht ebenfalls *Pinus palustris*, die hier zu besonders stäppiger Entwicklung gelangt, während an den Abhängen der Hügel mehr *P. echinata* gedeiht. In der Präriewaldzone, welche aus Kreidefelsen besteht, die sich etwa 60 m über den Golf von Mexiko erheben, herrschen auf den höchsten Wellen des Landes, welche von leichtem humusarmen Lehm überlagert sind, Mischwälder, die als Cedar-hammocks bezeichnet werden, weil in ihnen *Juniperus virginiana* etwa 30% des Bestandes ausmacht.

D. Die Prärieprovinz hat nur zwei C. aufzuweisen, im nördlichen Teil den strauchigen, weite sandige Flächen bedeckenden *Juniperus sabina* var. *procumbens*, im südlichen Teil nahe am Fuß der Rocky Mountains auf dem aus Kalk bestehenden Edwards-Plateau *Juniperus sabinaoides* Nees, einen meist 6—10 m hohen, aber auch 30 m erreichenden Baum, der auf viele Quadratmeilen fast undurchdringliche Bestände, die sogenannten Cedar-brakes bildet.

Im Gebiet des pazifischen Nordamerika sind die C. sowohl in den Rocky Mountains selbst, sowie westlich derselben sehr stark vertreten; aber während in den Rocky

Mountains eine geringe Zahl von Arten ausgedehnte Areale einnimmt, ist westlich der Rocky Mountains die Provinz der pazifischen Coniferen bei milderem und regenreicherem Klima durch eine größere Mannigfaltigkeit der Gattungen und Arten gekennzeichnet. Nach dem Vorgang Sargents unterscheiden wir eine nördliche und eine südliche Unterprovinz oder Zone.

In der nördlichen Unterprovinz ist von ganz hervorragender Bedeutung der Bezirk des nördlichen Küstenwaldes, der sich von 61—51° nördl. Br. erstreckt und in das subarktische Alaska übergeht, während dessen C. im Hochgebirge der pazifischen Provinz allmählich aufsteigen. Der Küstenwald erreicht seine üppigste Entwicklung zwischen 60 und 50°, die Nadelhölzer desselben beginnen stellenweise schon unmittelbar am Meer, meistens 40 m über demselben und reichen fast ununterbrochen die Hänge der Fjorde und Täler bedeckend bis 800 m. Er wird hauptsächlich gebildet von der Sitkafichte *Picea sitchensis* (Bongd.) Carr. (im Gebirge stellenweise bis 2133 m aufsteigend) und *Tsuga Mertensiana* (Lindl. et Gord.) Carr., von denen die erstere bisweilen Stämme von 1 m Dicke und 50 m Höhe aufweist. An unfruchtbaren sumpfigen oder den Seewinden ausgesetzten Stellen findet man kleine Bestände der Black Pine, *Pinus contorta* Dougl. Seltener sind in der unteren Region die mächtige bis 70 m hohe *Thuja plicata* Don. (*Th. gigantea* Nutt.) und *Picea alba*. Auf Sitka und in der Breite dieser Insel beginnt auch *Chamaecyparis nootkaensis* (Lamb.) Spach. Nahe an der Grenze der Nadelwaldregion treten auf *Tsuga Pattoniana* (Jeffr.) Engelm. und über letztere hinausgehend *Abies lasiocarpa* (Hook.) Mill. (*A. subalpina* Engelm.), welche von Alaska (60°) durch Britisch-Kolumbien hindurch, am Kaskadengebirge entlang, aber auch auf den Blauen Bergen, ferner in Montana, Wyoming, Utah und Kolorado verbreitet ist. In der subalpinen Region bilden Krüppelformen dieser beiden Arten ± zusammenhängende Krummholzformationen.

Der Bezirk des ciskaspischen Waldes und des Kaskadengebirges erstreckt sich von 51—43° n. B. und wird besonders charakterisiert durch das reichliche Vorkommen der Douglas-Tanne *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt., welche im Inneren nach Norden bis 55° vordringt; die Subspec. *mucronata* ist besonders herrschend in der Umgebung des Pugetsundes, im Küstenwald von Washington und Oregon und wird hier bis 100 m hoch. Auf den Rocky Mountains herrscht die Subspec. *glaucescens* (Bailly) Schwerin. Sehr verbreitet ist auch in dieser Zone *Pinus contorta* Dougl. var. *Murrayana*, welche sich an der Küste von 40° nördlich bis Alaska erstreckt und als Gebirgsbaum noch zwischen 2600—3000 m auf der Sierra Nevada, sowie auf den Rocky Mountains in Colorado und Utah vorkommt. Von anderen C. dieser Zone sind hauptsächlich *Abies grandis* Lindl. und *Taxus brevifolia* Nutt. in den unteren Regionen charakteristisch, *A. amabilis* (Dougl.) Forbes in dem Kaskadengebirge bis Oregon, *A. nobilis* Lindl. desgl., *Pinus monticola* Dougl., nächst verwandt mit *P. strobus*, von Vancouver Island und Britisch-Columbien südwärts bis zur Sierra Nevada (dort bis 3300 m); *P. albicaulis* Engelm. (*P. shasta* Carr.), auch bis zur Sierra Nevada (dort bis zur Baumgrenze um 4000 m). Von den benachbarten Rocky Mountains ist auch *Picea Engelmannii* (Parry) Engelm. nach dem Kaskadengebirge von Washington und Oregon gelangt. Auch der auf der Ostseite der Rocky Mountains verbreitete xerophile *Juniperus scopulorum* Sargent ist von Britisch-Columbia bis Oregon anzutreffen. Nahe der Baumgrenze im Kaskadengebirge von Britisch-Columbien und Washington finden sich auch Bestände von *Larix Lyallii* Parl. — Jenseits des Kaskadengebirges ist der Wald viel lichter; aber *Pseudotsuga*, *Tsuga Mertensiana* und *Thuja plicata* sind noch wichtige Bestandteile desselben, auch sind andere Arten der ciskaspischen Zone, wie *Juniperus occidentalis*, *Taxus baccata* subsp. *brevifolia*, *Tsuga Pattoniana*, *Pinus monticola* hier vertreten. Letztere bildet auf der Ostseite des Kaskadengebirges ansehnliche Wälder, welche den Übergang zu den Wäldern der weit verbreiteten *Pinus ponderosa* und somit zur Waldflora der Rocky Mountains vermitteln.

Südlich vom Roque-River, von 43° an beginnen andere Arten vorzuherrschen; namentlich *Chamaecyparis Lawsoniana* (Murr.) Parl. ist zwischen 42 und 40° an den Flüssen und Bächen häufig anzutreffen und bildet den Übergang zur südlichen Unterprovinz mit den Bezirken des kalifornischen Küstenwaldes, des westlichen Nevadawaldes und der Sierra Nevada. — Im kalifornischen Küstenwald sind *Picea sitchensis*, *Tsuga Mertensiana* und *Thuja plicata* verschwunden; an Stelle der letzteren tritt im Südosten

Oregons und in Nordkalifornien die auch 30 m hoch werdende elegante *Chamaecyparis Lawsoniana* auf. Von 42—37° treten die Wälder der mächtigen 60—94 m\*) hohen Rottanne *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. auf, in einem unregelmäßig unterbrochenen Streifen von höchstens 50 km, am tückigsten bei Mendocino, in der unteren Region des Tamalpais im Norden der Bai von San Francisco und bei Sta. Cruz. Fast überall auf dem Küstengebirge zerstreut, bisweilen große Wälder bildend, ist auch die durch ihre großen Zapfen ausgezeichnete *Pinus Sabiniana* Dougl. (Sect. *Taeda*). Ferner ist von Mendocino (40°) an auf dem Küstengebirge und in der unteren Waldregion der Sierra Nevada an Bächen zerstreut *Torreya californica* Torr. Im Siskiyou-Bezirk des kalifornischen Küstengebirges und den südlichen Sierren findet sich nahe an der Baumgrenze (um 1600—1900 m) *Pinus Balfouriana* Murr. (nicht *P. Balf.* Watson, welche = *P. aristata* Engelm.). In den kalifornischen Küstengebirgen kommen ferner vor an trockenen Abhängen von Mount Diablo und den Sta. Lucia-Bergen bis zu den San Bernardino-Bergen *Pinus Coulteri* D. Don (Sect. *Taeda*), von Mendocino County zerstreut bis Cedros Island in Niederkalifornien die durch sehr dornige Plazentarschuppen ausgezeichnete *P. muricata* D. Don, *Cupressus Goveniana* Gord. von Sonoma County bis San Diego, aufsteigend bis 1000 m, *C. Macnabiana* A. Murr. und die bisweilen im jugendlichen Zustand fruchtende *C. pygmaea* Sarg., hauptsächlich in Mendocino County. Neben diesen xerophytischen Arten sind auch *Juniperus californica* Carr. und *J. utahensis* Lemm. zu erwähnen. Die erstere ist vom Tal des unteren Sacramento nach Süden bis Niederkalifornien und bis zur Vereinigung der Küstengebirge mit der Sierra Nevada sowie bis zu den San Bernardino Mountains verbreitet. *J. utahensis*, der meist buschig entwickelt ist, hat sein Hauptareal in der Steppenprovinz des großen Beckens zwischen Sierra Nevada und Rocky Mountains, findet sich aber auch im südöstlichen Kalifornien. Bis in die südlichen Sierren Kaliforniens und bis an die Grenzen Niederkaliforniens erstreckt sich auch die Verbreitung der von den mittleren und südlichen Rocky Mountains bis Mexiko vorkommenden, aber zerstreuten, sehr variablen und xerophilen *P. cembroides* Zucc. (= *P. monophylla* Torr. + *P. edulis* Engelm. + *P. Parryana* Engelm.). Von beschränkter Verbreitung im südlichen Kalifornien sind *Pinus radiata* D. Don (*P. insignis* Dougl., *P. tuberculata* D. Don) von Pescadero bis zur San Simeon-Bai und bei Point Pinos in der Monterey-Bucht; *P. Torreyana* Parry nördlich von San Diego; *Pseudotsuga macrocarpa* Mayr (wohl auch nur Unterart der *P. taxifolia*) von den Santa Inez Mountains im Bezirk Santa Barbara bis zu den Cuyamaca-Mountains Bestände bildend; *Abies venusta* K. Koch (*A. bracteata* Hook. et Arn.) im Sta. Lucia-Gebirge um 1000 m; *Cupressus macrocarpa* Hartweg an der Monterey-Bucht bei Cypress Point und Point Lobos. Auch *C. Bakeri* Jepson findet sich in Kalifornien.

Der Bezirk des westlichen Nevadawaldes und der Sierra Nevada weist, wie schon aus den früheren Angaben hervorgeht, starke Beziehungen seiner Nadelwaldflora zu der des Kaskadengebirges auf. Der Westabhang der Sierra Nevada ist von Nadelwald bedeckt, der auch genügend Niederschläge empfängt, um sich kräftig zu entwickeln, wenn auch nicht in solchem Maß, wie die ciskalifornischen Wälder. Der Wald ist am tückigsten zwischen 1200 und 2400 m, und zwar von 35° n. B. an nordwärts.

In der montanen Region bis zu etwa 1000 m, an warmen südlichen oder westlichen Abhängen bis 1600 m, an Nordabhängen bis etwa 600 m herrschen von *C. Pinus ponderosa* Dougl., *Abies concolor* Lindl. et Gord. und *Libocedrus decurrens* Torr. (im Süden bis 2800 m aufsteigend). — Stellenweise, so am Yosemite-Fall, sieht man auch Bestände der *Pinus contorta* var. *Murrayana*. Die genannten Arten, namentlich *Pinus ponderosa* und *Abies concolor*, gehören auch der unteren Coniferen-Region an, welche sich meist von 1000—2000 m, in kalten Tälern von 600—1300 m, an warmen Abhängen von 1600—2300 m erstreckt. Als ausgezeichnete Varietät der *Abies concolor*, von einzelnen Autoren auch als derselben gleichwertige Art angesehen, ist die ebenfalls in der Sierra Nevada vorkommende *A. conc.* var. *Lowiana* (Murr.) Mast. zu nennen. Zerstreut findet sich auch *Pseudotsuga taxifolia*. In dieser Höhenstufe erscheint auch die bis 100 m hohe, durch 40 cm lange Zapfen ausgezeichnete *Pinus Lambertiana* Dougl. Von 1600—2800 m finden sich zwischen 39 und 36° n. B. zerstreut Bestände des berühmten Mammutbaumes,

\*) Nach Gard. and Forest 1897 S. 42 wurde am Eel River in Kalifornien ein 662 Jahre alter Stamm von etwa 110 m (340 Fuß) Höhe aufgefunden.

*Sequoia gigantea* (Lindl.) Decne., einer der schönsten ist der Bestand des Mariposa-Hains im Yosemite-Tal-Bezirk, mit über 100 m hohen (500—3100 Jahre alten) Exemplaren. Der unteren Coniferen-Region gehört auch der zerstreut vorkommende *Juniperus occidentalis* an. Vereinzelt tritt auch bei 1800 m *Pinus cembroides* var. *monophylla* auf. In der oberen Coniferen-Region, oberhalb 2000 m treffen wir noch *Pinus monticola* an und an den Ostabhängen der mittleren und südlichen Sierra Nevada *Pinus ponderosa* var. *Jeffreyi* (Balf.) Vasey. In einer Höhe von 2300—3300 m bildet die der *Abies concolor* etwas ähnliche *A. magnifica* Murr. Bestände und nahe an der Baumgrenze treten auch hier, wie im Kaskadengebirge, *Tsuga Pattoniana* und *Pinus albicaulis* auf. Sehr lokal, nahe an der Baumgrenze, ist *Pinus Balfouriana* Murr., welche auch nördlich in dem Siskiyou-Bezirk des Küstengebirges angetroffen wird, wie auch in der südlichen Sierra Nevada um 3800 m sowohl als Baum wie als Krummholz.

Östlich des Kaskadengebirges und der Sierra Nevada treten die C. als Bestandteile der zerstreuten Binnenwälder auf; diese Wälder sind vereinzelt und meist an den steilen Gebirgsabhängen kümmерlich entwickelt. Genetisch stehen die Arten dieser Wälder mit denen des Küstenwaldes in naher Beziehung; einzelne Arten kommen auch gleichzeitig im Binnenwalde und im Küstenwalde vor. Nur die in den Rocky Mountains zwischen 47 und 43° vorkommende *Larix occidentalis* Nutt. und die im Kaskadengebirge bis 2200 m aufsteigende *L. Lyallii* Parl. sind mit einer Art der Seenprovinz, mit *L. laricina* näher verwandt. Im nördlichen Binnenlande bildet *Pinus contorta* noch große Wälder, südlich von 52° herrschen *Pseudotsuga taxifolia* und *Pinus ponderosa*, letztere dürre unfruchtbare Strecken bedeckend. Auch *Juniperus occidentalis* Hook. findet sich namentlich in den ariden Gebieten zwischen dem Kaskadengebirge und den Rocky Mountains.

Die Provinz der Rocky Mountains zeigt in der Richtung von Norden nach Süden in den verschiedenen Breiten nicht so auffallende Unterschiede in der Coniferen-Flora, wie der pazifische Küstenwald; nur die südlichen Rocky Mountains sondern sich etwas schärfer von den mehr ineinander übergehenden nördlichen und mittleren ab. Im Norden, wo der subarktische Wald und der nördliche pazifische Küstenwald sich an die Rocky Mountains anschließt, zeigen dieselben eine gleichmäßige Bewaldung, wo aber die Küstengebirge, das Kaskadengebirge und die Sierra Nevada die von Westen kommenden Niederschläge abfangen, sind die Wälder der Rocky Mountains ärmlich und beschränken sich auf steile Abhänge und Cañons, während die Täler baumlos oder mit Ausnahme der Flußufer fast baumlos sind.

a) Nördliche Rocky Mountains. In dem Teil, welchem sich Britisch-Columbien, Washington, ein Teil von Oregon und Idaho anschließen, sieht man auf weiten Flächen *Pinus contorta* var. *Murrayana* herrschen, von 62° n. B. südwärts, auf der Ostseite der nördlichen Rocky Mountains herunter bis zu 1360 m und dichte Bestände bildend im nördlichen Teil des inneren Plateaus von Britisch-Columbien, auch im südlichen Teil dieses Bezirks oberhalb 1150 m, wo der Regenfall zu stark ist für eine gesunde Entwicklung der *Pinus ponderosa*, jedoch immer unterhalb der Baumgrenze; auch kommt sie häufig in niedriger Höhe auf Sandbänken und Flußbetten vor, scheint sich also in vieler Beziehung ähnlich zu verhalten, wie die altweltliche *Pinus silvestris* in Nordeuropa. Ihre Südgrenze liegt bei 49°. Südlich von 52° n. B. treten *Pseudotsuga taxifolia* und *Pinus ponderosa* auf. Erstere ist von der Küste bis zu 1900 m ü. M. zu verfolgen, erscheint aber zuletzt nur in einer verkümmerten Form; in den trockenen südlichen Teilen des inneren Columbiens findet sie sich nur an höher gelegenen Abhängen. Die an zweiter Stelle genannte wichtige Art, die »Yellow-Pine« des Westens, charakterisiert hauptsächlich den trockenen zentralen und südlichen Teil Columbiens zwischen 51° 30' und 49°; sie kommt aber auch weiter südlich in der Sierra Nevada, besonders an deren Ostabhang vor. Bis Alberta und Britisch-Columbien reicht auch die häufig große Wälder bildende *Picea Engelmannii* (Parry) Engelm. (*P. columbiana* Lemmon), welche sich südwärts durch die ganzen Rocky Mountains bis nach Neu-Mexiko und Arizona verbreitet hat. Nur in dem Bezirk Alberta und Britisch-Columbien kommt der kleine Baum *Picea Albertiana* S. Brown vor. Im südlichen Teil von Columbien, der sich an die Rocky Mountains anlehnt, erscheint *Larix occidentalis* Nutt. und reicht auch etwa bis 52° n. B., aber in den höheren Regionen der Felsengebirge von 2000 bis oberhalb 2300 m bilden *Larix Lyallii* Parl. und *Pinus albicaulis* die obersten Nadelwälder. Ein charakteristischer Baum der nördlichen Rocky Mountains ist ferner *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. (*A. subalpina* Engelm.),

eine mit *A. balsamea* verwandte Art, welche schon im Westen der letzteren zwischen dem kleinen Sklaven-See und dem Athabaska-Fluß auftritt, in dem Hochgebirge bis 2100 m aufsteigt und auch im nördlichen Teil des Columbia-Plateaus angetroffen wird. Weniger häufig vorkommende C. der nördlichen Rocky Mountains sind *Pinus monticola* in Columbia bis zu etwa 700 m reichend, *Taxus baccata* subsp. *brevifolia* als Unterholz bis zu etwa 1300 m, *Thuja plicata* in kräftigen, bis 50 m hohen Exemplaren in den unteren Tälern der Rocky Mountains von Columbien, in schwächeren und zuletzt kümmerlichen bis zu 1900 m. Auch die im Küstenwald häufige *Tsuga Mertensiana* (Lindl. et Gord.) Carr. (= *Ts. heterophylla* [Raf.] Sarg.) tritt an der Westseite der Rocky Mountains, namentlich im Selkirk Range, noch oberhalb 1200 m gesellig mit schönen, 50 m hohen Exemplaren auf, *Ts. Pattoniana* Engelm. (= *Ts. Mertensiana* [Brongn.] Sarg.) findet sich nur in größerer Höhe von 900 m an aufwärts. Endlich kommt noch *Juniperus communis* f. *nana* (*alpina*) oberhalb der Baumgrenze vor.

Im allgemeinen kann man nach dem Vorkommen der C. in den nördlichen Rocky Mountains folgende Höhenregionen unterscheiden: 1. Region der *Pinus ponderosa* von 650—850 m in lichten oder dichten Beständen, in letzteren auch gemischt mit *Pseudotsuga* und *Pinus monticola*, im niedrigen Land mit *Pinus contorta* var. *Murrayana*, in niedrigen feuchten Landstrichen mit *Larix occidentalis*. 2. Region der *Pinus monticola* 900—1400 m, am besten entwickelt in Flusstäler und an Nordabhängen, während sonst in dieser Höhe noch viel *Pinus ponderosa* vorkommt. Auch die meisten anderen Nadelhölzer treten in dieser Höhenstufe auf, und die an jüngerem Nachwuchs reichen Bestände sind fast nie rein. 3. Region der *Abies lasiocarpa* (*A. subalpina*) von 1500—1700 m, besonders an hohen Abhängen und Rücken, wo reichlicher Schneefall eintritt und Abfluß vorhanden ist. 4. Region der *Pinus albicaulis* und *Tsuga Pattoniana* von 1700 m an.

b) Die mittleren Rocky Mountains, ohne scharfe Abgrenzung gegen die nördlichen, haben das größte Areal von etwa 52° bis zu 34° n. B. im südlichen Colorado. Größere Wälder treten in dieser Zone im allgemeinen erst in bedeutender Höhe um etwa 1900 m und da auch nur an besonders günstig exponierten Abhängen auf. Im nördlichen Teil dieser Zone liegt der berühmte Yellowstone-Park, dessen häufigstes Nadelholz *Pinus contorta* var. *Murrayana* ist, auf trockeneren Plateaus zwischen 2300 und 2600 m fast reine Bestände bildend, aber auch noch bis 3100 m aufsteigend. In tieferen, trockenen Lagen kommt sie zusammen mit *Pseudotsuga*, in höheren und feuchteren mit *Picea Engelmannii* und *Abies lasiocarpa* (*A. subalpina*) vor. An trockeneren Rücken von 2500 m an gedeiht *Pinus flexilis* James, welche bis Arizona verbreitet ist, namentlich um 2600 m, geht aber auch stellenweise bis zu 1900 m herunter und vereinigt sich dort mit *Juniperus occidentalis* var. *monosperma*. Zusammen mit *Pinus flexilis* wächst auch *P. albicaulis*, welche an exponierten Rücken und Gipfeln bis zur obersten Baumgrenze reicht. An trockenen grasigen Abhängen bis 2900 m gedeiht noch *Pseudotsuga*. Die uns ebenfalls schon von den nördlichen Rocky Mountains bekannte *Abies lasiocarpa* findet sich an kühlen, feuchten Nordabhängen auch in geringerer Höhe und bildet für sich Haine in der Parklandschaft. Auf den feuchten Plateaus um 2600 m und an den Abhängen tief eingeschnittener Cañons bildet sie mit *Picea Engelmannii* die Hauptbestände. Auf niedrigen felsigen Abhängen findet sich *Juniperus communis* f. *nana*. Weiter südlich in den Wahsatch Mountains sehen wir die Nadelhölzer von der mittleren Höhe der Cañons bis zu etwa 3500 m hinaufreichen, *Pinus ponderosa* (1600—2600 m), *P. flexilis* (2100—3600 m), *P. contorta* var. *Murrayana* (nicht über 6 m hoch, 2300 bis 2600 m), *P. Engelmannii* (2600—3300 m), *P. pungens* Engelm. (*P. Parryana* Barrow et Sarg., 2300—3300 m), *Pseudotsuga taxifolia* (2300—2900 m), *Abies concolor* (1900 bis 2600 m), *Juniperus occidentalis* var. *monosperma* (um 1900 m). In den sich anschließenden Rocky Mountains von Colorado beginnt der Baumwuchs in noch bedeutenderer Höhe, am tiefsten im Tal San Louis bei 2400 m mit *Juniperus occidentalis* var. *monosperma* und *Pinus cembroides* var. *edulis*, bei Twin Lakes um 3000 m mit *P. contorta* var. *Murrayana* und *P. ponderosa*, welche erst bei 3600 m als stattliche Bäume auftreten; *Pseudotsuga* scheint sich schon in etwas geringerer Höhe wohl zu fühlen, außerdem finden sich in dieser Höhe *Picea pungens* und *Abies lasiocarpa* (*A. subalpina*). Oberhalb der erwähnten Stufe von 3500—3800 m ist das Gelände reicher gegliedert und hier herrscht von C. hauptsächlich *Pinus flexilis*. Dicht unter der Baumgrenze wächst auch noch die mit *P. Balfouriana* nahe verwandte und bis Nevada, Nord-Arizona und Südwest-Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 13.

Kalifornien verbreitete *P. aristata* Engelm., an ungeschützten Stellen dem Boden angedrückt, infolge der heftigen Westwinde ihre Spitzen ostwärts neigend. Auch *Picea Engelmannii* tritt in Colorado über der Baumgrenze strauchartig auf. Im südlichen Colorado ist in der oberen Region die Coniferenvegetation ziemlich die gleiche. Selbst die Abhänge des Santa Fé-Range im Südosten sind mit *Pinus ponderosa*, *P. flexilis* und *Abies concolor* besetzt, während die Vorberge dichte Bestände von *Pinus cembroides* var. *edulis* und *Juniperus (occidentalis* var.?) *monosperma* Sarg. tragen; und das bis nahe zum Rio Grande reichende, fast 2600 m hohe Zuñi-Mountain-Plateau beherbergt dieselben C., außerdem noch *Pseudotsuga taxifolia*. Hier ist auch noch der xerophytische *Juniperus utahensis* Lemm. zu erwähnen, der von dem Steppengebiet des großen Beckens über das östliche Utah nach dem südlichen Wyoming und westlichen Colorado verbreitet ist. Xerophil ist auch *J. scopulorum* Sarg., der als 10—13 m hoher Baum meist oberhalb 1600 m an der Ostseite der Rocky Mountains von Alberta bis in das westliche Texas, aber auch von der Küste Britisch-Columbiens bis zum östlichen Oregon, Nevada und Nord-Arizona vorkommt. Eine erheblichere Änderung der Coniferenvegetation finden wir in den südlichen Rocky Mountains.

c) Die südlichen Rocky Mountains nehmen nur einen kleinen Raum in Neu-Mexiko und Arizona ein und sind von den Gebirgen Colorados durch Wüstensteppe oder Halbwüste geschieden. In diesen südlichen Rocky Mountains finden sich oberhalb der Xerophytenformation der Succulentensteppe folgende Arten: *Pinus ayacahuite* Ehrenb. var. *brachyptera* Shaw (*P. Llaveana* Schiede), *P. cembroides* Zucc., *P. leiophylla* Schl. et Cham. var. *chihuahuana* (Engelm.) Shaw, *P. arizonica* Engelm., *Picea Engelmannii*, *Abies concolor*, *A. arizonica* Merriam im San Francisco-Gebirge, *Juniperus pachyphloea* Torr., *J. monosperma* Sarg., *Cupressus arizonica* Greene, *C. Benthamii* Endl. var. *arizonica* Mast., an nördlichen Hängen bis 2000 m bedeutende reine Bestände bildend.

Das mittelamerikanische Xerophytengebiet mit der Chaparal- und Sonora-Provinz sowie der Provinz des mexikanischen Hochlands schließt sich an die südlichen Rocky Mountains sowie an die westmexikanische Wüsten- und Steppenprovinz an und geht in dieselben allmählich über; das mexikanische Hochland erhebt sich über Regionen, welche unzweifelhaft dem tropischen südamerikanischen Florenreich angehören. Bis Nieder-Kalifornien dringen von Norden vor: *Pinus cembroides* mit ihren Varietäten, *P. Lambertiana*, *P. ponderosa* var. *Jeffreyi*, *P. contorta* var. *Murrayana* (San Pedro Martir Mts.), ferner ist diesem Bezirk eigentlich *Cupressus guadalupensis* S. Wats. In Mexiko treten schon in der subtropischen Region auf: *Pinus Lawsonii* Roezl, *P. leiophylla*, *P. pseudostrobus* Lindl. (in Guatemala bei 1300 m, auch in Nicaragua), *P. Montezumae* Lamb. (in Guatemala bei 1600 m) und *P. oocarpa* Schiedel. (in Guatemala bei 1500 m), *Juniperus flaccida* Schlecht. und *Taxodium mucronatum* Ten. (beide von 1900 bis 2600 m). Vom pazifischen Nordamerika dringen bis in das nördliche mexikanische Hochland vor: *Pinus cembroides*, *P. ponderosa* var. *arizonica*, *Juniperus pachyphloea*, *P. leiophylla* var. *chihuahuana*, oder es erscheint in anderer Varietät: *P. flexilis* var. *reflexa*, oder es beginnen hier aufzutreten: *P. ayacahuite* Ehrbg., welche, bis über 30 m hoch, durch ganz Mexiko bis Guatemala oft Bestand bildend verbreitet ist, mit der Var. *brachyptera* Shaw, *P. Lumholtzii* Robins. et Fern. (verbreitet bis in den Südwesten), *P. Montezumae* Lamb. (südwärts bis Guatemala und dort aufsteigend bis 4000 m), *Abies religiosa* (Humb.) Cham. et Schl. (1900—3500 m), verbreitet bis zum Orizaba; *Cupressus Benthamii* Endl. (= *C. lusitanica* Mill. var. *Benthamii* [Endl.] Carr.) und var. *Lindleyi* Klotzsch (verbreitet bis Guatemala), *Juniperus flaccida* Schl. (1900—2600 m), *J. mexicana* Schiede (2300—3300 m), *J. tetragona* Schl. (1900—4500 m), *Taxodium mucronatum* Ten. (die letzteren meist verbreitet bis Oaxaca). Im Nordosten treten auf: *P. Nelsonii* Shaw, *P. Greggii* Engelm., *P. Pinceana* Gord. (verbreitet bis Hidalgo im Osten), *P. tecote* Cham. et Schl. (verbreitet bis zum Bezirk Mexiko), *P. pseudostrobus* Lindl. (verbreitet bis Guatemala), *P. patula* Schl. et Cham. (verbreitet bis Mexiko und Veracruz). Im Nordwesten tritt auf: *P. oocarpa* Schiede (verbreitet bis Guatemala), *Cupressus thurifera* Humb. Bonpl. et Kunth in Mexiko, welche auch als Varietät der *J. lusitanica* angesehen wurde, aber nach Dümmer eine in Mexiko entstandene Varietät der *Thuja orientalis* (var. *mexicana*) ist.

Nur im zentralen Mexiko scheint *Taxus globosa* Schl. vorzukommen; dagegen ist

vom zentralen bis zum südlichen Mexiko die typische *P. leiophylla* Schl. et Cham. verbreitet und nur im südlichen und südwestlichen Mexiko findet sich *P. Lawsonii* Roezl. Den südwestlichen Bezirken allein gehört *P. Greggii* Engelm. an. Die meisten der hier angeführten Arten gehören zu den Gruppen *Australes* und *Insignes* Shaw.

Im Gebiete des tropischen Amerika besitzt Westindien noch C., welche zu den nordischen in Beziehung stehen, andererseits solche, welche im nördlichen extratropischen Florenreiche nicht durch entsprechende Formen repräsentiert sind. Auf Nord-Kuba und der Isle of Pines wächst *Pinus tropicalis* Morelet (*P. terthocarpa* Shaw). Auf Ost-Kuba und San Domingo findet sich *Pinus occidentalis* Sw. (*P. cubensis* Griseb.), der Gruppe der *Australes* Shaw angehörig, welche in den südlichen Vereinigten Staaten und Mexiko reich entwickelt ist. *P. occidentalis* bildet namentlich auf San Domingo in der Mitte der Insel ausgedehnte Wälder und steigt von 190—2630 m auf. Der Gruppe der *Australes* gehört auch die auf den Bahama-Inseln wachsende *Pinus caribaea* Morelet an. Jamaika hat mit den Bermudas-Inseln, den Bahama-Inseln und Süd-Florida *Juniperus bermudiana* L. gemein. In Florida, auf den Bahama-Inseln, Jamaika und Kuba wächst ferner *J. lucayana* Britton als 6—10 m hoher Baum. Auf den Gebirgen von San Domingo kommt von 1300—1500 m als 13 m hoher Baum *J. gracilior* Pilger vor. Hierzu kommen auf Kuba, Jamaika, Portorico und den Kleinen Antillen einige *Podocarpus*-Arten, welche aber in den unteren Regionen noch unter 1000 m wachsen und bei der Besprechung der C. des tropischen Südamerika erwähnt werden.

**Ostasien.** Der Reichtum des pazifischen nordamerikanischen Gebiets an Gattungen und Arten der C. wird noch übertroffen von der großen Zahl der im extratropischen Ost- und Zentralasien heimischen. Dies ist nicht zu verwundern, da das Gebirgsland dieses Erdteils einen viel größeren Flächenraum einnimmt, als das pazifische Nordamerika, auch viel reicher und nach mehr verschiedenen Richtungen gegliedert ist, als das letztere. Dazu kommt, daß während der Eiszeit nur in einem verhältnismäßig kleinen Teil dieses umfassenden Gebietes die ursprüngliche tertiäre Vegetation verdrängt wurde. Bei der hier gebotenen räumlichen Beschränkung der Darstellung kann die geographische Verbreitung der einzelnen Arten der C. nicht so ausführlich besprochen werden, als es das wohl ziemlich allgemeine Interesse an diesem Gegenstande erheischt, es kann dies um so eher geschehen, als mein Schüler, Dr. Wilhelm Patschke, im 48. Band der Botanischen Jahrbücher (1912, S. 626—763) den Gegenstand in seiner Dissertation: »Über die extratropischen ostasiatischen Coniferen und ihre Bedeutung für die pflanzengeographische Gliederung Ostasiens« ausführlich behandelt hat. Mehrere durch die Fortschritte der letzten 10 Jahre notwendig gewordenen Verbesserungen und Ergänzungen sind im folgenden enthalten.

Wir beginnen mit dem **temperierten Ostasien** (Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien, 9—10. Aufl., S. 379 G), in welchem ich 5 Provinzen unterschieden habe, die ich im folgenden, von Norden anfangend, etwas genauer begrenzen werde.

A. Provinz des südwestlichen Kamtschatka mit dem Küstenland östlich vom Stanowoigebirge und dem östlichen Jablonoigebirge. Während der östliche und nördliche Teil Kamtschatkas mit dem östlich des Stanowoigebirges und nördlich des Jablonoigebirges gelegenen Binnenland dem subarktischen und arktischen Sibirien angehört und als charakteristische C. *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus silvestris* und *P. cembra* in großen Beständen beherbergt, herrscht im westlichen und südlichen Teil Laubwald, am Kamtschatkafluß und am Fuß des Ssemjatschikvulkans unter 56° 30' n. B. Nadelwald mit *Picea jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr. (= *P. ajanensis* Fisch.) und *P. hondoensis* Mayr und *P. obovata*, *Abies sibirica*, *Larix dahurica* Turcz., *Juniperus communis* und *J. sabina* bis zu 300 m ü. M.; dann folgt Krummholz von *Pinus cembra* var. *pumila* Pall. bis zur Schneelinie bei 1700 m. *Picea jezoensis*, *Larix dahurica* und *Pinus cembra* subsp. *pumila* finden wir aber auch am Ostabhang des Stanowoigebirges, allerdings bisweilen zusammen mit den ostsibirischen C., die im Westen allein vorkommen, außer der typischen baumartigen *Pinus cembra*, welche das Gebirge nach Osten nicht überschreitet.

Wir können also das südwestliche Kamtschatka zusammen mit dem Küstenland

entlang des Stanowoi- und des Jablonogebirges etwa bis zu  $55^{\circ}$  n. B. als eine Provinz gelten lassen. Was die Kurilen betrifft, so schließen sich deren nördliche von *Pinus cembra pumila* bedeckten Inseln bis einschließlich Urup unter  $46^{\circ}$  dem östlichen subarktischen und arktischen Kamtschatka an. Tundren und Bestände von *Pinus cembra pumila* verleihen auch den Küstengebieten den nördlichen und mittleren Sachalin bis zu etwa  $47^{\circ} 10'$  einen teils subarktischen, teils arktischen Charakter.

B. Provinz des südlichen Amurland mit dem Gebiet der unteren Bureja, dem großen und kleinen Chingan, sowie von Ussuri, (Sicholualingegebirge), Nordkorea und Sachalin. Das Amurland schließt sich in seinem nördlichen Teil an Ostsibirien durch das häufige Vorkommen von *Larix dahurica* Turcz., anderseits aber an das besprochene Küstenland durch das starke Auftreten von *Picea jesoensis* (*P. ajanensis*) in den sumpfigen Niederungen an den Quellflüssen des Angun an, doch tritt, wie auch am Unterlauf des Amur, im nördlichen und zentralen Gebirgsland schon, wenn auch in geringer Menge *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. auf. Viel häufiger ist sie im Burejagebirge, besonders in den Außentälern. Im übrigen herrschen in den Nadelwäldern des Amurlandes *Picea obovata* und *Abies sibirica*, welche im Burejagebirge in der Var. *nephrolepis* Trautv. erscheint. Da der größte Teil der mittleren und westlichen Mandschurei von baumlosem Prärieland bedeckt ist, finden sich C. hauptsächlich auf dem bis 2300 m aufsteigenden Chingangebirge an der Grenze der Mongolei und in der oberen Region des etwa 2500 m hohen Schan Alin. *Picea jesoensis* und *P. obovata*, *Abies sibirica* var. *nephrolepis*, *Larix dahurica* und *Pinus koraiensis* machen auf letzterem Gebirge sich besonders geltend. Seltener sind *Pinus silvestris* var. *funebris* (Komarow) und *Abies holophylla* Maxim. *Juniperus communis* und *J. sabina*, seltener *Taxus baccata* var. *cuspidata latifolia* bilden das Unterholz, und *Pinus cembra* subsp. *pumila* bedeckt einerseits weite Sumpfflächen zwischen Kirin und Senshing, während sie anderseits bis zu den höchsten Gipfeln aufsteigt. Korea nördlich Söul dürfen wir hier anschließen, während das mittlere und südliche Korea mit seiner Coniferenflora der des mittleren Japan nahekommt. Nach Nakais Flora koreana II wurden in Nordkorea außer den aus der östlichen Mandschurei angeführten Arten *Thuja japonica* Maxim. und *Juniperus rigida* Sieb. et Zucc. nachgewiesen.

Auf der Insel Sachalin steigt in dem nördlichen und mittleren Teil der Nadelwald in der Nähe der Küste oberhalb der Tundraregion bis zu 250 m ü. M., im Innern aber viel höher hinauf, im südlichen Teil der Insel bildet der Nadelwald einen Gürtel zwischen einer unteren und einer oberen Laubwaldstufe.

Während in der kälteren Nordhälfte *Larix dahurica* var. *pubescens* über *Picea jesoensis*, *P. Glehnii* (Schmidt) Mast. und *Abies sachalinensis* vorherrscht, dominieren im Süden die genannte Tanne und die beiden Fichten. Als Unterholz treten wie in der Mandschurei *Juniperus communis*, *J. sabina* und *Taxus baccata* var. *cuspidata latifolia* auf.

C. Provinz des nördlichen Japan mit Yezo und der temperierten sowie der alpinen Region des mittleren und südlichen Japan, den südlichen Kurilen bis einschließlich Iturup und dem südlichen Korea mit Quelpart. — Daß Yezo und Hondo nördlich von  $38^{\circ}$  dem Gebiet des temperierten Ostasien angehören, ergibt sich aus der großen Zahl der japanischen C, welche bis Yezo und bis zum nördlichen Hondo vordringen. Da aber ein großer Teil dieser Arten sich mit seiner Verbreitung südwärts über den  $38^{\circ}$  hinaus bis auf die höheren Gebirge des mittleren und südlichen Japans erstreckt, so möchte ich die temperierte Höhenstufe (einschließlich der alpinen) auch noch an das temperierte Ostasien anschließen, während die untere ± subtropische Region des mittleren und südlichen Japan dem ostasiatischen Übergangsgebiet angehört. Im einzelnen ist über die Verbreitung der C. in dieser Provinz noch folgendes zu bemerken.

Yezo (Jesso) mit Ausnahme des unter  $42\frac{1}{2}^{\circ}$  abgehenden, fast gänzlich dem Ackerbau anheimgefallenen Südwestzipfels, besitzt zunächst in seiner Nadelholzflora, welche in den zentralen Gebirgen von 500 bis 1000 m reicht und oben mit der Krummholzregion von *Pinus cembra* subsp. *pumila* abschließt, dieselben Arten, wie Sachalin; aber außer diesen kommen auf Yezo noch einige andere vor, und zwar im Norden: *Picea bicolor* (Maxim.) Mayr (*P. Alcockiana* [Parl.]) Carr., *Pinus koraiensis*, *Juniperus*

*chinensis* L., *J. littoralis* Maxim., *J. rigida* Sieb. et Zucc.; in der Mitte, im Bereich von Sapporo: *Picea polita* (Sieb. et Zucc.) Carr. und *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc., im Süden: letztere Art, sowie *Pinus parviflora* Sieb. et Zucc. (*P. pentaphylla* Mayr), auch *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. und *Cryptomeria japonica* Don, welche aber wahrscheinlich hier nicht spontan sind. Die an das nördliche Yezo sich anschließenden Kurileninseln bis Iturup besitzen fast ganz dieselben C., welche dem nördlichen Yezo angehören, nur kommt auf Iturup und Rubetz auch *Larix dahurica* Turcz. var. *japonica* Maxim. (*L. kurilensis* Mayr, *L. kamtschatica* [Rupr.] Mayr) vor. Bis zum Nordende der Insel Hondo reichen *Taxus baccata* subsp. *cuspidata* Pilg., *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc., *\*Pinus densiflora*, die namentlich an der Küste vorkommende *\*P. Thunbergii*, *Picea jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr. (= *P. ajanensis* Fisch.), *\*Abies firma* Sieb. et Zucc. (bis 40°), *A. Veitchii* Lindl., *A. Mariesii* Mast., *Cryptomeria japonica* (L. f.) Don, *Thujopsis dolabrata* Sieb. et Zucc., *Thuja Standishii* (Gord.) Carr., *Th. japonica* Maxim., *Th. orientalis* L. (cult.), *Juniperus chinensis*, *\*J. rigida*, *J. littoralis*, *J. nipponica* Maxim. Von diesen Arten finden sich die mit vorgesetztem \* auch auf Korea östlich und südlich von Söul, weshalb die temperierte Region des südlichen Korea der Provinz des nördlichen Japan anzuschließen ist. Das gleiche geschieht mit der Insel Quelpart, auf der *Taxus baccata* subsp. *cuspidata*, *Pinus Thunbergii*, *P. densiflora* (von 1100 m an), *Abies Veitchii* (von 1600 m an) auftreten. Auf Bergen Koreas kommt auch die kleine baum- oder strauchartige *Thuja koraiensis* Nakai vor.

Im zentralen Hondo sind etwa 38 Arten Coniferen bekannt, die sich nach P a t s c h k e s Zusammenstellung auf die einzelnen Höhenstufen ungefähr folgendermaßen verteilen:

I. Bis 400 m: *Podocarpus (Eupodocarpus) macrophyllus* (Thunb.) Don, *P. (Nageia) nagi* (Thunb.) Zoll. et Moritzi, *Cephalotaxus drupacea*, *Torreya nucifera* Sieb. et Zucc. *Pinus Thunbergii*, *Juniperus littoralis*, *J. chinensis*.

II. 400—1000 m: a) nur bis 700 m: *Podocarpus macroph.*, *P. nagi*, *Cephalotaxus drupacea*, *Pinus Thunbergii*, *Pseudotsuga japonica* (Schirasawa) Beissn., als 15—20 m hoher Baum im Hondo. — β) über 700 m hinauf: *Torreya nucifera*, *Abies firma*, *Tsuga Sieboldii* Carr., *Pinus parviflora* u. *P. koraiensis* (erst von 700 m an), *P. densiflora*, *Cryptomeria japonica*, *Sciadopitys verticillata*, *Thuja orientalis* (cult.), *Th. japonica*, *Thujopsis dolabrata*, *Chamaecyparis obtusa* Sieb. et Zucc., *Ch. pisifera* Sieb. et Zucc., *Juniperus rigida*, *J. chinensis*.

III. 1000—1600 m: *Taxus baccata* subsp. *cuspidata*, *Torreya nucifera*, *Abies homolepis* Sieb. et Zucc. (*A. brachyphylla* Maxim.), *Picea Thunbergii* (Lindl.) Aschers. et Graebn., *P. polita* (Sieb. et Zucc.) Carr., *Picea Maximowiczii* Regel, *Tsuga Sieboldii* Carr. (bis 1300 m), *Ts. diversifolia* Maxim. (von 1300 m an), *Pinus parviflora*, *P. koraiensis*, *P. densiflora*, *Juniperus rigida*, *J. chinensis*.

IV. 1600—2300 m: *Taxus bacc.* subsp. *cusp.* (bis 2000 m), *Abies Mariesii* Mast., *A. Veitchii*, *Picea bicolor* (Maxim.) Mayr (*P. Alcockiana* [Lindl. et Veitch] Carr.), *Larix Kaempferi* (Lamb.) Sargent (*Larix leptolepis* [Sieb. et Zucc.] Gord.), *L. dahurica* var. *japonica* Maxim., *Juniperus nipponica*, *J. chinensis*.

V. Oberhalb 2300 m, Krummholzregion:

- a) bis 2700 m: Krummschäftige *Picea jezoensis*, *Larix Kaempferi*, *L. dahurica* var. *japonica*, *Pinus cembra* subsp. *pumila*, *Juniperus nipponica*.
- b) oberhalb 2700 m: ausschließlich *Pinus cembra* subsp. *pumila*. Manche Berggipfel, z. B. der Fujiyama, sind oben kahl, ohne diese *Pinus*.

Auf Kiushiu, Schikoku und Hondo (Nippon) beschränkt sind: Die eigenartige *Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc., *Thujopsis dolabrata* (L. f.) Sieb. et Zucc. und *Thuja japonica*, auf Hondo zwischen 35°/2° und der Nordspitze beschränkt ist *Juniperus nipponica*, auf den zentralen Gebirgsstock (35°/2—38°) *Larix Kaempferi* (Lamb.) Sarg. (*L. leptolepis* [Sieb. et Zucc.] Gord.).

Es würden also dem Übergangsgebiet nur die Arten von I. und IIa. zuzurechnen sein, welche sich nicht noch in die Region IIβ hinaufstrecken und ohne Deckung im temperierten Europa nicht überwintern.

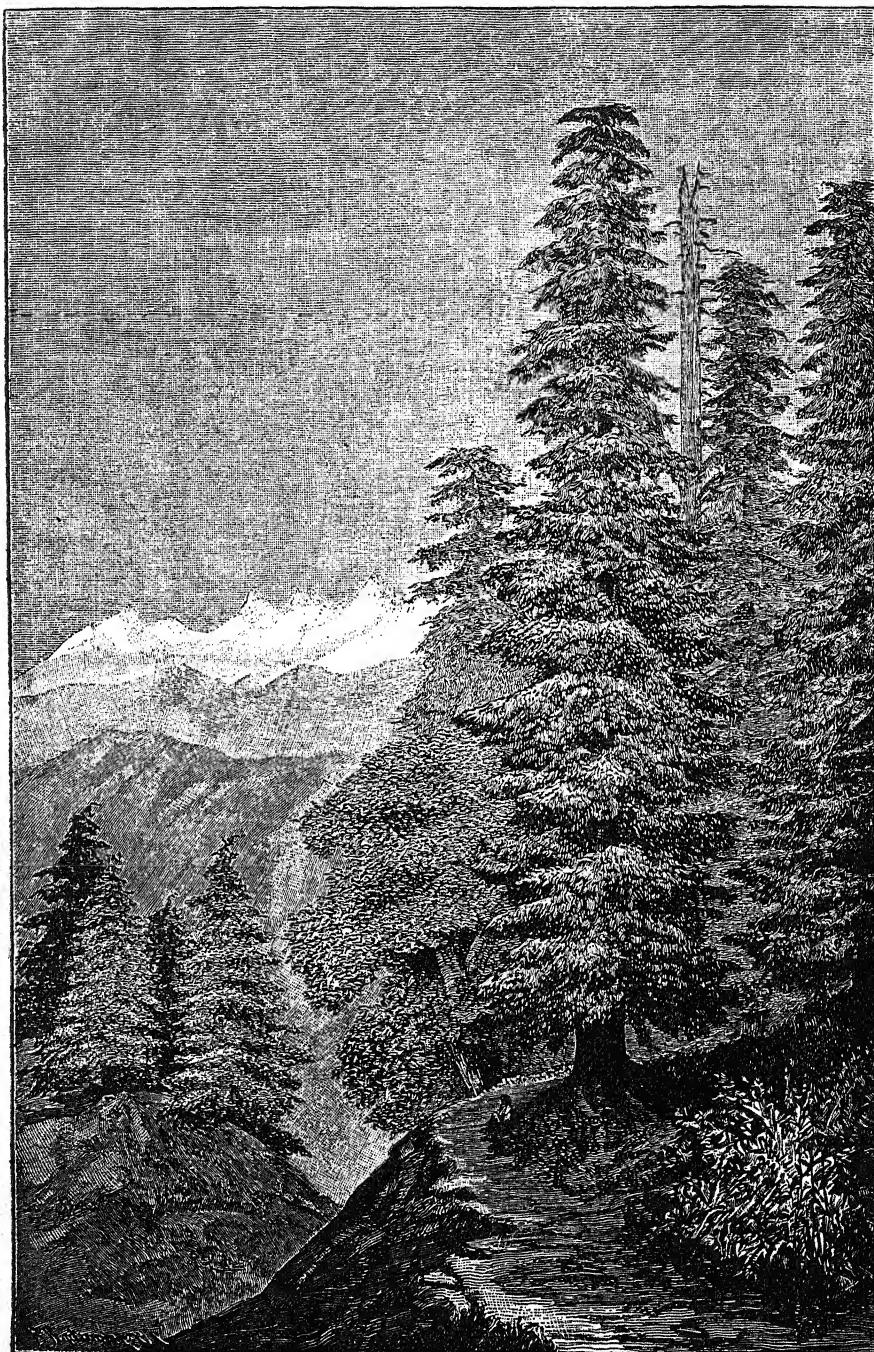
D. Provinz des nördlichen China (nördlich vom Tsinlingschan). Die nördlichsten chinesischen Provinzen Schöngking und Liautung, welche vielleicht besser an B. anzuschließen sind, sind gegenwärtig waldlos. In Tschili sind die dichten Wälder, welche einstmal die Gebirge im Norden von Peking bedeckten, vernichtet. Nur in dem 3000 m hohen Weichanggebirge haben sich ausgedehnte Waldbestände von *Larix dahurica* und *L. sibirica*, *Picea obovata* und *Abies sibirica* mit Unterholz von *Juniperus chinensis* und *J. rigida* erhalten. In den Bergen nordwestlich und westlich von Peking, in dem 2700 m hohen Nankonggebirge und dem 3500 m hohen Sianwutai finden sich von 1800 m an in niedrigem Laubgehölz eingesprengt *Larix dahurica* und *L. sibirica*, welche im Wutaischan, auf der Grenze zwischen Tschili und Schansi, ihre Südgrenze erreichen, weiter unten aber die bis Formosa und darüber hinaus nach Süden verbreitete *Pinus Massoniana* Lamb., *P. Bungeana* Zucc., *P. densiflora* Sieb. et Zucc. und *P. Thunbergii* Parl. Auf dem Lauschan-Gebirge in Schantung ist nur *Pinus densiflora* von 200—900 ü. M. in kleinen Beständen anzutreffen. Aus den an Schantung sich anschließenden, höheren Gebirge entbehrenden und vollständig in Kulturland umgewandelten Provinzen Nordchinas, Kiangsu, Nganhwei, Honan, Ost- und Zentralhupeh sind keine C. bekannt.

Der 150 bis 200 km breite, aus mehreren von Osten nach Westen streichenden, 2600 bis 3300 m aufragenden Längsketten bestehende, nach Norden und Süden steil abfallende Tsinling-Schan scheidet die nordischen Lößlandschaften von der hauptsächlich immergrünen Vegetation des mittleren Chinas. Das noch zu Marco Polos Zeiten wenigstens im Innern ausgedehnte Wälder beherbergende Gebirge trägt jetzt auf seinen reichgegliederten Bergen an schwerer zugänglichen Stellen noch Nadelwaldreste von etwa 20 Arten, von denen ein kleinerer Teil auch in Japan und dem nördlichen China, ein größerer nur im mittleren China angetroffen werden. Von den ersten sind zu nennen: *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. mit der Varietät *Harringtonia* (Forb.) Pilg. (= *C. pedunculata* Sieb. et Zucc.), *Taxus baccata cuspidata*, *Tsuga Sieboldii*, *Abies Veitchii*, *Pinus koraiensis*, *P. densiflora*, *P. Thunbergii*, *Juniperus chinensis* (jenseits des Tsinling bisweilen angepflanzt). Von Süden oder Südwesten dringen bis zum Tsinling vor: *Cephalotaxus Fortunei* Hook. (von Siam, Burmah, Süd- und Zentralchina), *Larix Pontaninii* Batalin (*L. chinensis* Beissner), *Pinus Armandii* Franch., *P. sinensis* Lamb. und *P. Bungeana* Zucc. (beide im nördlichen China bei Tempeln usw. angepflanzt), *Picea brachytyla* (Franch.) Pritz., *P. Watsoniana* Mast., *Abies chensiensis* Van Tiegh., *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook., *Cupressus funebris* Endl., *Juniperus formosana* Hayata, *J. squamata* Lamb. Über dem Tsinling hinaus bis Tschili dringt vor von Süden nach Norden oder umgekehrt von Norden nach Süden *Pinus Massoniana*. Die letztgenannten Arten gehören der ostasiatischen Übergangsprovinz an.

E. Provinz der temperierten Region der westchinesisch-osttibetanischen Hochgebirge und des Himalaya.

1. Das westchinesisch-osttibetanische Hochgebirge, welches das Rote Becken umrandet, weist eine ungemein reiche Coniferenflora auf, sowohl in der Zahl der Arten, wie auch in der Ausdehnung der Bestände von einzelnen Arten, namentlich in der temperierten Region, deren Arten denen des temperierten Japans so nahe stehen, daß mehrere von ihnen, namentlich von Masters, mit solchen identifiziert wurden. Doch haben besonders Rehder und Wilson auf Grund reicherer Materials die meisten der in dieser Provinz vorkommenden C. als selbständige, von den japanischen und nordchinesischen Arten verschiedene erkannt oder bezeichnet. Dementsprechend erleiden jetzt die Angaben von Masters und Patschke über die Verbreitungsverhältnisse der chinesisch-tibetanischen C. nicht un wesentliche Änderungen, welche in folgender Übersicht zum Ausdruck kommen. In diese Übersicht sind auch die Arten des temperierten Himalaya, von Schensi (mit dem Tsinlingschan) und Kansu, sowie der Hochebene von Yunnan aufgenommen, welche dem ostasiatischen Übergangsgebiet angehört.

In der Tabelle bedeutet I. das Vorkommen der betreffenden Art in einer Höhe unter 2000 m, II. das Vorkommen von 2000 m aufwärts, III. von 2500 m an, IV. von 3000 m an, V. von 3500 m an aufwärts. Vor der Rubrik Himalaya sind zwei mit Westen und Osten bezeichnete Spalten für Angaben des Vorkommens im West- und Ost-Himalaya bestimmt. R. et W. hinter den Artnamen ist hier = Rehder et Wilson.



Gruppe von *Abies Webbiana* Lindley mit *Acer caesum* Wallich; links *Cedrus deodara* Loudon (nordwestl. Himalaya). Nach der Natur von K. Brandis.

## Übersicht über die Coniferen der temperierten Region der westchinesisch-osttibetanischen Hochgebirge und des Himalaya.

		W	O	Himalaya	Hochebene von Yunnan	NW-Yunnan	Sz.-tschwan und Ost-Tibet	West-Himph	Szechensi	Schansi	Kansu
I	<i>Taxus baccata</i> L. subsp. <i>Wallichiana</i> (Zucc.) Pilger.	×	×	1600—3800	—	—	—	—	—	—	—
	<i>Taxus baccata</i> subsp. <i>cuspidata</i> var. <i>chinensis</i> Pilger.	—	—	1300—3800	—	—	600—2100	600—1800	—	—	—
III—V	<i>Cedrus deodara</i> (Griff.) Loud.	—	—	—	—	3500	2800—4000	—	3000—3800	—	—
	<i>Pinus Potanini</i> Batalin.	—	—	—	—	—	2000—3800	—	—	—	—
	<i>Masteriana</i> R. et W.*	—	—	2600—3800	—	—	—	—	—	—	—
III	<i>Griffithia</i> Hook. f. et Thoms.	—	—	—	—	—	—	2800	1600—3000	—	—
	<i>dahurica</i> Thurez. var. <i>Principis-Ruprechtii</i> R. et W.	—	—	—	—	—	—	—	1500—2000	2800—3000	—
I—III	<i>Pinus Armandi</i> French.	—	—	1800—3200	—	2300	—	—	—	—	—
I—IV	<i>excelsa</i> Wall.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II—V	<i>strobiformis</i> Lamb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I—II	" " var. <i>yunnanensis</i> (Franch.) Shaw	—	—	—	—	1300—3000	1300—2000	—	—	—	—
IV—V	<i>Pinus strobiformis</i> var. <i>densata</i> (Mast.) Shaw	—	—	1800—3500	—	—	—	—	—	—	—
II—IV	<i>Gerardiana</i> Wall.	—	—	2500—3500	—	—	—	—	—	—	—
III—IV	<i>Picea Smithiana</i> (Lamb.) Boiss.	—	—	2000—3600	—	—	—	—	—	—	—
III—IV	<i>khutrou</i> (Royle) Carr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I—II	<i>asperata</i> Mast.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV	<i>heterolepis</i> R. et W.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV—V	<i>gemmata</i> R. et W.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV—V	<i>retroflexa</i> Mast.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
III—V	<i>aurantiaca</i> Mast.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II—IV	<i>Walsomiana</i> Mast.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II—III	<i>Wilsonii</i> Mast.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV	<i>Meyeri</i> R. et W.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV	<i>Balfouriana</i> R. et W.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV—V	<i>purpurea</i> Mast.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
V	<i>hirtella</i> R. et W.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
V	<i>moniligera</i> Mast.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I—III	<i>brachyptyla</i> (Franch.) Pritzel	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
I—III	<i>ascendens</i> Pritzel	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

\*) Abkürzung: R. et W. = Rehder und Wilson.

Übersicht über die Coniferen der temperierten Region der westchinesisch-osttibetanischen Hochgebirge und des Himalaya.

			W	O	Himalaya	Hochebene von Yunnan	NW-Yunnan	Sz-tschan und Ost-Tibet	West-Hupeh	Schenxi	Schansi	Kansu	
II	<i>Pinus complanata</i> Mast.	•	•	•	•	—	—	—	2000—2600	—	—	—	
II—V	" <i>Sargentiana</i> R. et W. <sup>*)</sup>	•	•	•	•	—	—	2600	2000—4300	—	—	—	
III	<i>Ukiangensis</i> (Pranch.) Pritz.	•	•	•	•	—	—	+	—	—	—	—	
	<i>Pseudotsuga siensis</i> Dode	•	•	•	•	—	—	+	—	—	—	—	
	" <i>Forrestii</i> Craib	•	•	•	•	—	—	+	—	—	—	—	
IV	<i>Tsuga yunnanensis</i> (Pranch.) Mast.	•	•	•	•	—	—	2800	3000—3300	—	—	—	
	" <i>Mairei</i> Lemée et Lev.	•	•	•	•	—	—	+	—	—	—	—	
	" <i>chinensis</i> (Pranch.) Pritz.	•	•	•	•	—	—	2800	2500—3800	2000—3000	—	—	
	" <i>dumosa</i> (Don) Engler	•	•	•	•	—	—	—	—	—	—	—	
III—V	<i>Brunnentiana</i> (Wall.) Carr.	•	•	•	•	—	—	—	—	—	—	—	
II—V	" <i>Abies Delavayi</i> Franch.	•	•	•	•	—	—	3500	4200	2000—4000	—	—	
II—V	<i>Abies Webbiana</i> (Wall.) Lindl.	•	•	•	•	—	—	3100—4300	—	—	—	—	
IV—V	" <i>densa</i> Griff.	•	•	•	•	—	—	3000—4000	—	—	—	—	
IV—V	" <i>pinifolia</i> (Royce) Spach.	•	•	•	•	—	—	2400—3600	—	—	—	—	
II—IV	" <i>recurvata</i> Mast.	•	•	•	•	—	—	—	—	2900—3600	—	—	
II—V	" <i>Fascomiana</i> R. et W.	•	•	•	•	—	—	—	—	3000—4000	—	—	
IV—V	" <i>chensiensis</i> Van Tiegh.	•	•	•	•	—	—	—	—	2300—3500	—	—	
II—IV	" <i>Betsimeniana</i> R. et W.	•	•	•	•	—	—	—	—	2600—3800	—	—	
II—V	" <i>Fargesia</i> Franch.	•	•	•	•	—	—	—	—	2300—3300	—	—	
IV	" <i>schizothecina</i> R. et W.	•	•	•	•	—	—	—	—	3600—4100	—	—	
V	" <i>sonamana</i> Mast.	•	•	•	•	—	—	—	—	—	—	—	
	" <i>sibirica</i> Ledeb. var. <i>nephrolepis</i> (Mast.) Trautv.	•	•	•	•	—	—	—	—	—	—	—	
II	<i>Taiwania cryptomerioides</i> Hayata	•	•	•	•	—	—	—	2175—2250	—	—	—	
I—IV	<i>Juniperus communis</i> L.	•	•	•	•	—	—	1700—3500	—	—	—	—	
III—V	" <i>squamata</i> Lamk.	•	•	•	•	—	—	4000	2800—3500	3000—6000	2600—3600	—	
II—V	" var. <i>Fargesia</i> R. et W.	•	•	•	•	—	—	—	4500—4600	2000—2500	—	—	
	" <i>soltutrix</i> R. et Wils.	•	•	•	•	—	—	—	3600—4000	2500	—	—	
	" <i>convolutum</i> R. et W.	•	•	•	•	—	—	—	—	—	—	—	
	" <i>recurva</i> Ham.	•	•	•	•	—	—	—	3000	—	—	—	
III	" <i>macrospoda</i> Boiss.	•	•	•	•	—	—	—	—	1600—4500	—	—	
I—V	" <i>Waltlichiana</i> Hook. f. et Thoms.	•	•	•	•	—	—	—	—	3000—4900	—	—	
IV—V	" <i>Congressus tortuosa</i> Don	•	•	•	•	—	—	—	—	—	1300—2500	—	
I—III	" <i>Congressus</i> (Rehder und Wilson.)	•	•	•	•	—	—	—	—	—	—	—	

<sup>\*)</sup> Auktionsz. R. et W. = Rehder und Wilson.

2. Zur Coniferen-Flora des temperierten Himalaya ist im einzelnen noch folgendes zu bemerken. Mit Ausnahme der ihre Verwandten in Kleinasien und auf dem Atlas besitzenden Cedern sind alle C. der temperierten Region mit west-chinesisch-tibetanischen und japanischen verwandt. ± längs des ganzen Himalaya von Bhutan bis Afghanistan sind folgende C. verbreitet: *Taxus baccata*, *Cedrus deodara* (1800—3200, auch 3900 m an der Ostgrenze in Kumaon), oft ausgedehnte Wälder bildend; *Pinus excelsa*, aus der Verwandtschaft der *Pinus Armandii*, *Picea Smithiana* (Wall.) Boiss. (= *P. morinda* Link)\*), *Juniperus recurva*, erst oberhalb 3000 m. Von Nepal bis zum nordwestlichen Himalaya (1600—4500 m) über Afghanistan, Belutschistan nach Persien und Maskat findet sich der mit *Juniperus excelsa* verwandte bis 16 m hohe *Juniperus macropoda* Boiss., von Bhutan bis Nordwest-Himalaya (Simla) findet sich in einer Höhe von 1800 bis 3000 m *J. torulosa* Don als 15—45 m hoher Baum, dem auch *J. cashmeriana* Royle sehr nahe steht. Nur im westlichen Himalaya und Afghanistan findet sich *Pinus Gerardiana*, sowie auch *Abies Webbiana* Lindl. (im Himalaya von 3100—4300 m, in Afghanistan von 2500—3500 m, siehe Bild). Die ebenfalls im nordwestlichen Himalaya zwischen 2400 und 3500 m und ostwärts bis Nepal vorkommende *Abies pindrow* ist nahe verwandt mit oder nur Varietät von *A. Webbiana*. Auch *Juniperus communis* ist von Kumaon durch den westlichen Himalaya bis Afghanistan verbreitet. Im östlichen Himalaya (Bhutan und Sikkim) findet sich zwischen 3000 und 4000 m eine andere, der *Abies Webbiana* ebenfalls sehr nahe stehende Art oder Unterart: *A. densa* Griff. Nur auf den inneren Gebirgszügen des östlichen Himalaya (Ost-Nepal bis Bhutan) finden sich von 2900—3200 m Wälder der *Tsuga Brunoniana* und von 2600—3800 m, sowie im tibetanischen Grenzgebiet bis über 4000 m *Larix Griffithii*; ebenfalls im Osten *Juniperus Wallichiana* (nahe verwandt mit *J. pseudosabina*), der namentlich in Zentralasien verbreitet ist.

Das ostasiatische Übergangsgebiet mit wesentlich subtropischem Charakter beginnt auf dem Kontinent auf der Südseite des Tsinling-schan (s. S. 182), auf den Inseln in der Küstenregion Japans etwa bei 38° n. B. Südwärts dehnt sich dies Gebiet bis nach Kwantung und Hongkong aus. An Schensi mit dem Tsinling-schan schließt sich Hupeh an, in deren westlichem Teil aus der Alluvialebene Bergland allmählich zum Tapaschan und höher hinauf gegen Sz-tschan aufsteigt. In Hupeh reicht das Areal des Übergangsgebietes bis etwa 2000 m, dann beginnt das temperierte Gebiet höher hinauf nach Sz-tschan aufzusteigen. Noch bei 30 m ü. M., also in der Ebene selbst, finden sich außer den angepflanzten *Cupressus funebris* *Cephalotaxus Oliveri* Mast. und *Pinus Massoniana* Lamb., von denen der erstere bis zu 600 m, die letztere bis zu 1950 m aufsteigt. Auch *Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilger (300—1100 m) und *Cunninghamia lanceolata* Hook. (300—1950 m). Dann treten auf *Taxus baccata* subsp. *cuspidata* var. *chinensis* (600—1300 m), *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. (600—2000 m), *C. Fortunei* Hook. (700—900 m), *Keteleeria Davidiana* (Bertr.) Beissn. (600—1300 m), *Juniperus formosana* Hayata (600—1300 m), *J. chinensis* L. (600—1950 m), *Torreya grandis* Fortune (1000—1600 m), *Pinus Bungeana* Zucc. (1000—1250 m), die weit verbreitete und im Habitus recht vielgestaltige *P. sinensis* Lamb. (1400—2500 m, in West-Sz-tschan bis 4000 m, nach Sh a w Syn.: *P. tabulaeformis* Carr., *P. leucosperma* Maxim., *P. funebris* Komarov, *P. Henryi* Masters, *P. prominens* Mast., *P. Wilsoni* Shaw, wahrscheinlich auch *P. tryyi* Lemée et Léveillé, *P. nana* Faurie et Lemée, *P. Cavaleriei* Lemée et Léveillé), *P. Armandii* Franch. (1500—2000 m).

Dann folgen in größerer Höhe über dem Meeresspiegel Arten, welche ausschließlich der temperierten Region der chinesisch-osttibetanischen Hochgebirge angehören.

Auf dem Tapaschan-Plateau, dessen obere, mitunter über 3000 m hinaus aufsteigenden Bergkuppen noch mit größeren Waldungen von Tannen, Fichten und Tsugen bestanden sind, wurden in den unteren Regionen folgende Arten konstatiert: *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc., *C. Fortunei* Hook., *Torreya Fargesii* Franch. (1400 m), *Taxus baccata* subsp. *cuspidata* var. *chinensis* (1800—2400 m), *Keteleeria Davidiana* (Bertr.) Beissn., *Pinus Armandii* (2000 m), *Thuja sutchuenensis* Franch. (1400 m).

\*) Von Patschke werden bei der Besprechung der C. des Himalaya auch *Pinus silvestris* und *Picea excelsa* angeführt. Dieselben sind aber dort nicht einheimisch, sondern nur versuchsweise angepflanzt.

In den südlichen Mittelgebirgen von Sz-tschwan, welche höchstens 2200 m erreichen, finden sich fast dieselben Arten, welche bis zu dieser Höhe in West-Hupeh auf den Ausläufern des Tapaschan vorkommen; es fehlen jedoch *Cephalotaxus Oliveri*, *C. drupacea*, *Juniperus formosana*, *Taxus bacc.* subsp. *cuspid.* und *Pinus Bungeana*. Dagegen werden noch von diesen Mittelgebirgen angegeben: *Podocarpus (Eupodocarpus) macrophyllus* (Thunb.) Don. (ob = *P. Nakaii* Hayata ?) und *P. nerifolius* Don.

Aus Kwei-tscho mit meist waldlosen, höchstens bis 1500 m aufsteigenden Hügeln sind außer *Keteleeria Evelyniana* Mast. keine C. bekannt geworden, auch nicht aus dem nur bis 1000 m sich erhebenden Kulturland Hunan. Dagegen wurden in den Küstenprovinzen Kiangsu bis Kwantung und Kwangsi außer Arten, welche bis zu den Ausläufern des Tapaschan in West-Hupeh vordringen, noch einige beobachtet, welche nicht in das Innere des ostchinesischen Übergangsgebietes einzutreten scheinen. Schon in Kiangsu kommen vor: *Pinus Massoniana*, *Cunninghamia lanceolata* und *Juniperus formosana*. In Tschekiang werden an den Südhängen der Gebirge außer vorigen noch angetroffen: *Cephalotaxus Fortunei*, *Cryptomeria*, *Juniperus chinensis* und *Torreya grandis* Fortune, welche auch in Fukien vorkommt. Nur aus Kiangsi und Tschekiang ist die schöne *Pseudolarix Kaempferi* (Fortune) Gord. bekannt. Wahrscheinlich kommt sie auch im Wuji-Gebirge des Bezirks Fukien vor, wo *Keteleeria Fortunei* (Murr.) Carr. (auch in Hongkong angegeben), *Cunninghamia lanceolata*, *Cryptomeria japonica* und *Pinus Massoniana* vertreten sind, während bei Fu-tschou auf dem 700 m hohen Gipfel des Ku-schan Dr. Limprecht *Juniperus formosana* nachwies. Die 4 letzteren finden sich auch auf Formosa. Sehr bemerkenswert ist das Vorkommen von 2 Arten der neuen mit *Libocedrus* und *Chamaecyparis* verwandten Gattung *Fokienia* Henry et Thomas in Fokien, *F. Hodginsii* (Dunn) Henry et Thomas auf dem Taai Yeung Schan und *F. Macclurei* Merrill auf dem Yenping um 600 m. Ferner wurde in Fokien an den sumpfigen Ufern des Wu- und Jung-fu die merkwürdige hydatophile Taxodiacee *Glyptostrobus pensilis* (Stount.) K. Koch (= *G. heterophyllus* [Brongn.] Engl.) entdeckt, die schon länger von den Uferlandschaften um Canton in Kwantung bekannt ist und in neuerer Zeit von Dunn und Dutcher auch auf Hongkong zwischen Taipo und Fanling, sowie bei Hatsun aufgefunden wurde. Dieselben Autoren wiesen auf dem Mount Phoenix von Hongkong auch *Pinus Massoniana*, *Cunninghamia*, *Cephalotaxus Fortunei* und *C. argotaenia* nach, sowie *Podocarpus nerifolius* auf dem Mount Victoria.

Damit sind wir an die Südgrenze des ostchinesischen Übergangsgebietes gelangt; denn, wie auch auf Formosa macht sich auch auf Hongkong neben den letztgenannten subtropischen Formen das tropische Element des Monsungebietes in hervorragender Weise geltend.

Aus dem westlich an Kwantung sich anschließenden Bezirk Kwangsi ist uns über die Coniferenflora nichts bekannt geworden; sie dürfte den Übergang bilden zwischen der von Kwantung und der der 1600—1800 m ü. M. liegenden Hochebene von Yunnan, über welcher sich kaum 400 m ansteigende Höhenrücken erheben. Im südlichen Teil der Hochebene, im Möng-tsue und Sz-mau-Gebiet stellte Henry folgende Arten fest: *Podocarpus nerifolius*, \* *Cephalotaxus Fortunei*, \* *Keteleeria Davidiana* (Bertr.) Beissn., *K. Evelyniana* Mast., \* *Pinus Armandii*, *P. sinensis*, \* *P. Massoniana*, \* *Cunninghamia lanceolata* (bei 1800 m), \* *Cryptomeria japonica* und *Libocedrus macrolepis*. Im nördlichen Teil, in der Gegend von Yunnan-fu und nordöstlich von Yunnan sammelten Maire und Ducloux etwa die Hälfte der vorgenannten Arten (durch ein \* bezeichnet), sowie *Podocarpus macrophyllus*, *Tsuga chinensis*, *Thuja orientalis* (schwerlich spontan), *Cupressus funebris* (im mittleren China verbreitet), *Juniperus communis*, *J. squamata*, *J. chinensis*. Auch die zuerst auf Formosa entdeckte Taxodiacee *Taiwania cryptomerioides* wurde in Yunnan nachgewiesen.

Von Oberburma schließt die Höhenstufe zwischen 1100 und etwa 2200 m sich dem ostchinesischen Übergangsgebiet an; sie wird von der, lichte über Grasland zerstreute Haine zusammensetzen, mit *P. yunnanensis* nahe verwandten *Pinus khasya* (Hook.) gebildet, die auch in den Gebieten von Naga, Chittagong, Manipur und Assam heimisch ist. Im Gebiet der nördlichen Schan-Staaten, bis zum Hotatal steigt diese Kiefer auf die höchsten Kämme der von Norden nach Süden streichenden Bergketten, an deren Hängen sie mit *Libocedrus macrolepis* gemischt ist. Die in den südlichen Schan-Staaten

vorkommende *Pinus Merkusii* gehört dem Monsungebiet an. *P. khasya* findet sich auch auf den Nordabhängen der Khasya-Berge und der Nagaberge und geht nicht weiter westlich, wie dies auch bei *Podocarpus Wallichianus* (1000 m), *Cephalotaxus Griffithii* (Mishoni-Hills in Assam, 1900 m) und *C. Mannii* (Hook.) (Khasia, 1600 m) der Fall ist.

Im Himalaya selbst setzt sich die Region des ostasiatischen Übergangsgebietes noch bis Nepal fort, einzelne Arten gehen sogar bis nach dem Nordwest-Himalaya. Den schon mehrfach erwähnten *Podocarpus nerifolius* Don können wir von Assam über Sikkim von 700—1000 m bis Nepal verfolgen; *Pinus longifolia* Royle, welche mit *P. khasya* verwandt ist, von Bhotan bis Afghanistan (500—2000 m), sogar bis Kafiristan, nordöstlich von Afghanistan. Dann ist noch *Cupressus torulosa* Don zu erwähnen, welche von 1800 bis 2000 m als 15—45 m hoher Baum von Chamba bis Nepal und auch in Simla vorkommt; dieser Art steht *C. cashmeriana* Royle sehr nahe. *Taxus baccata*, der schon bei 1900 m auftritt, ist mehr zu Hause in der temperierten Region bis 3500 m.

An den nördlichen Grenzen des Monsungebietes und in nächster Nachbarschaft des ostasiatischen Übergangsgebietes liegen die Provinzen der Liukiu- oder Riu-kuu-Inseln, der Bonin-Inseln und von Formosa, welche alle drei sehr starke Beziehungen zu Japan aufweisen, in deren unteren Regionen aber wie im südlichen Japan selbst auch das Florenelement des Monsungebietes vertreten ist. Aus letzterem Grunde hatte ich in der Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde in meinem Syllabus (8. Aufl.) die genannten Provinzen an das Monsungebiet angeschlossen, dabei Formosa mit den Philippinen in eine Provinz vereinigt. Wenn wir aber die Verbreitung der im ostasiatischen Übergangsgebiet vorkommenden C. auf Grund der neueren Forschungen weiter verfolgen, so drängt sich eine andere Anschauung auf, wie wir bald sehen werden, der ich daher auch in der 9. und 10. Aufl. des Syllabus Rechnung getragen habe.

Von den durch niederschlagreiches Seeklima ausgezeichneten, zwischen 29 und 24° gelegenen Riu-kuu-(Liukiu-)Inseln beherbergt die Oshima-Okinawa-Gruppe einige C., nämlich *Pinus Massoniana*, *Cunninghamia sinensis* und *Juniperus taxifolia*. *Pinus Thunbergii* umsäumt die ganze Inselgruppe und die Insel Yakushima, auf der auch noch *Cryptomeria* erscheint. Etwas zweifelhaft ist *Pinus luchuensis* Mayr. Auf der mittleren Gruppe finden sich *Podocarpus (Eupodocarpus) macrophyllus*, *P. (Nageia) nagi*, *Juniperus chinensis* und *Taxus baccata* subsp. *cuspidata*.

Von den zwischen 26° 30' und 27° 45' n. B. gelegenen vulkanischen Felsmassen der Bonin-Inseln ist zu berichten, daß dorthin von den Liu-kuu-Inseln *Juniperus taxifolia* gelangt ist.

Formosa, obwohl nur über 6mal weniger Breitengrade ausgedehnt als Japan, besitzt trotz allgemein reichlicher Niederschläge und großer Luftfeuchtigkeit infolge seiner gewaltigen Erhebung bis zu 4300 m eine auffallende Mannigfaltigkeit der Existenzbedingungen und wahrscheinlich auch infolge einer ehemaligen Verbindung mit dem Kontinent und mit Japan eine sehr reiche Coniferenflora, welche an Zahl der Arten nach weiteren Forschungen Japan bald übertreffen dürfte, an Gattungen aber jetzt schon übertrifft. Japanische Forscher, namentlich Prof. Hayata, haben durch angestrengte Arbeit in verhältnismäßig kurzer Zeit uns mit dieser interessanten Pflanzenwelt bekannt gemacht.

Die C. beginnen auf Formosa erst in der zweiten Zone, welche sich über der bis 500 m reichenden tropischen Zone ausdehnt, und verteilen sich nach Patschkes in mehreren Punkten veränderter\*) Zusammenstellung wie folgt:

II. 500—1800 m Zone der immergrünen Eichen und des Kampferbaumes. In den oberen Lagen: *Podocarpus (Eupodocarpus) Nakaii* Hayata (verwandt mit *P. macrophyllus*), *P. (Nageia) nankoensis* Hayata (verwandt mit *P. nagi*), *Cephalotaxus drupacea*, *Pseudotsuga Wilsoniana* Hayata, *Keteleeria Davidiana* (Bertr.) Beissn. var. *formosana* Hayata, *Pinus Massoniana* Lamb., *P. aff. Thunbergii*, *Cunninghamia Kawakamii* Hayata.

\*) Die Zusammenstellung Patschkes, welche 1912 abgeschlossen wurde, stützte sich auf die ersten Bestimmungen einiger Botaniker (namentlich Masters), nach denen mehrere der Formosaner oder Taiwanenser Arten für identisch mit japanischen gehalten wurden. Nach weiteren Sammlungen und Studien, namentlich Hayatas, hat man aber mehrere dieser C. als selbständige, zum Teil Formosa eigentümliche Arten erkannt.

III. 1800—2600 m Zone der Cryptomerien und Cupressaceae: die unter II. genannten Arten mit Ausnahme von *Cunninghamia Kawakamii*, dafür *Cunn. Konishii* Hayata, welcher auch in Yunnan aufgefunden wurde; *Taiwania cryptomerioides*, *Libocedrus macrolepis* (Kurz) Benth. (der auch auf der Hochebene von Yunnan um 1800 m vorkommt und westwärts bis zum Hothatal in Oberburma nachgewiesen ist, offenbar Reste eines ehemals größeren zusammenhängenden Areals), *Chamaecyparis formosana* Matsamura (aff. *pisifera*, bis 65 m hoher Baum), *Ch. obtusa* Sieb. et Zucc. f. *formosana*, *Thuja orientalis* (?), *Juniperus formosana* Hayata. Diese beiden Höhenstufen entsprechen in hohem Grade dem ostasiatischen Übergangsgebiet (S. 186).

IV. 2600—3200 m Zone der Kiefern: *Taxus baccata* subsp. *cuspidata* var. *chinensis* f. *formosana*, *Cephalotaxus* sp., *Tsuga formosana* Hayata (aff. *diversifolia*), *Pinus formosana* Hayata (aff. *P. morrisonicola* Hayata, *P. parviflora*), *P. Armandii* Franch. (*P. scipioniformis* Masters, *P. Mastersiana* Hayata, *P. levis* Lem. et Leveillé in Zentral-, Süd- und Westchina), *P. Uyematsui* Hayata (aff. *P. formosana*), *Juniperus formosana*.

V. 3200—4000 m Zone der Tannen und Fichten: *Taxus baccata* subsp. *cuspidata* var. *chinensis* f. *formosana*, *Pinus brevispica* Hayata, *P. taiwanensis* Hayata (aff. *P. densiflora*), *Picea morrisonicola* Hayata (aff. *P. Glehnii*), *Abies Kawakamii* (Hayata) Ito (3800 bis 4000 m), *Tsuga formosana* (bis 3400 m).

VI. 4000—4300 m Graszone: *Junip. formosana*, *J. morrisonicola* Hayata (bis 4300 m).

Aus diesen Angaben geht unzweifelhaft hervor, daß die C. beherbergenden Höhenstufen, welche den größten Teil der Insel Formosa einnehmen, sich an das ostasiatische subtropische und südliche temperierte Übergangsgebiet anschließen und daß höchstens die unterste Stufe I noch dem Monsungebiet zugerechnet werden kann. Aus praktischen Gründen dürften manche geneigt sein, die ganze Insel Formosa als Provinz des ostasiatischen subtropischen Übergangsgebietes hinzustellen. Daß Formosa nicht mit den Philippinen in eine Provinz vereinigt werden kann, hat Merrill auch auf Grund der Arbeiten Hayatas über Formosa in einer Abhandlung »Die pflanzengeographische Scheidung von Formosa und den Philippinen« (Bot. Jahrb. f. Syst. LVIII [1923]) nachgewiesen.

Wir kehren zum asiatischen Kontinent und zwar zum temperierten Himalaya zurück, dessen C. auf S. 184—186 besprochen wurden und dessen subalpine und alpine Region mit *Juniperus recurva*, *J. macropoda* und *J. Wallichiana* dem zentralasiatischen Gebiet angeschlossen wird.

Von den zentralasiatischen Gebirgen, die sich über Wüsten und Steppen erheben, ist bekannt, in wie hohem Grade sie auf ihren Südabhängen durch Baumlosigkeit charakterisiert sind und wie nur an den Nordabhängen C. ihr Fortkommen finden. Sowohl in Turkestan, auf dem Alatau, wie in der Songarei, auf dem Tianschan, Nanschan und Alaschan ist *Picea Schrenkiana* Fisch. et Meyer, der *Picea obovata* des Altai und des mittleren Sibiriens nahe verwandt, die einzige Abietinee; von ihr ist *Picea tianschanica* Rupr. vom Tienshan nur wenig verschieden. Im Norden des Kukunor wächst *Picea crassifolia* Komarow. Außerdem sind aus diesen Gebieten einige *Juniperus* bekannt, so *J. communis* var. *nana* vom Alatau und Ost-Turkestan, *J. sabina* L. von der Songarei, West- und Ost-Turkestan (1300—2600 m), *J. pseudo-sabina* Fisch. et Mey. von der Songarei, West- und Ost-Turkestan bis zum Tienschan (2600—3500 m), *J. semiglobosa* Regel von Kokan bis Ost-Turkestan und zum Tienschan. Nach Sorkine, Schriften der West-Uralischen Ges. naturforsch. Freunde XI, 2 (1878/79) sollen in den Ghissar-Bergen mit einigen der hier genannten Arten auch *J. kukanica* (nomen nudum), *J. davurica* Pall. und *J. foetidissima* Willd. vorkommen. Diese Angabe scheint mir bezüglich der beiden letztgenannten Arten auf Irrtum zu beruhen; *J. kukanica*, meines Wissens in der Literatur sonst nicht erwähnt, ist vielleicht identisch mit *J. semiglobosa*.

*Juniperus*-Arten sind es auch, welche in der subalpinen Region der osttibetanischen Hochgebirge oft größere Areale besitzen. Der im Norden des Tienschan sich erhebende Alatau hat außer *Picea Schrenkiana* und den Wachholdern (*Juniperus sabina* und *J. pseudo-sabina*) von 1000 m an noch *Pinus cembra* aufzuweisen. Im Osten des zentralasiatischen Gebietes bleiben noch der Nanschan und Alaschan zu erwähnen. Der Nanschan im Nordosten des Kukunor schließt sich mit seinen C. an den Tienschan

an. Auf die Laubgehölze der unteren Region (Weiden und Pappeln) folgen auf den Nordhängen um 2100 m *Pinus silvestris* var. *leucosperma* (bis 2500 m) und *Picea Schrenkiana* (bis 3150 m), während auf den Südhangen der baumartige *Juniperus pseudo-sabina* bis in die alpine Region (nahe 4000 m) vordringt. Auch *J. chinensis* wurde von Futterer im Nanschan aufgefunden. Im *Alaschan* erscheinen über armseliger Steppe erst von 2370 m an auf dem Westhange lichte Wälder von *Picea Schrenkiana*, *Pinus silvestris* var. *leucosperma* und *Juniperus pseudo-sabina*.

Wir wenden uns nun westlich zum **Mittelmeergebiet** dessen östlicher bis Afghanistan reichender Teil vorzugsweise Steppencharakter trägt, aber trotz der großen Anzahl endemischer Arten die Elemente der Mittelmeerflora deutlich erkennen lässt. In Persien sind die C. sehr sparsam vorhanden. Der in Kleinasiens verbreitete *Cupressus sempervirens* L. kommt in der montanen Region Nordpersiens und der bereits bei der Besprechung des Himalaya erwähnte Wachholder *Juniperus macropoda* Boiss. zwischen 3000 und 4300 m im südöstlichen Persien vor. Von Afghanistan erstreckt sich durch das nördliche Persien hindurch bis nach Kleinasiens, Cypern, Creta und Calabrien *Pinus brutia* Ten. Die Küstenländer Kleinasiens bilden schon einen Teil des Mittelmeergebietes im engeren Sinne, in welchem einige C. von Kleinasiens an bis nach der iberischen Halbinsel, *Juniperus phoenicea* sogar bis Madeira und bis zu den Kanaren verbreitet sind. Unter diesen finden sich *Pinus pinea* L., *P. halepensis* Mill., *Juniperus oxycedrus* L. mit den beiden Unterarten *J. rufescens* Link und *J. macrocarpa* Sibth. et Sm., *J. phoenicea* L. auch in Nordafrika. In Kleinasiens sind besonders verbreitet: *Juniperus excelsa* M. Bieb., der auch in der südlichen Krim vorkommt, und *J. foetidissima* Willd., welcher Strauch auch in der subalpinen und alpinen Region Griechenlands heimisch ist. Im westlichen und südlichen Teile Kleinasiens sowie in Syrien finden sich montan und subalpin *Juniperus drupacea* Labill. und *Cedrus libanitica* Trew (= *C. patula* [Salisb.] K. Koch, *C. Libani* Barr., *C. libanotica* Link), häufig noch auf dem ciliischen Taurus, zusammen mit der auch in die alpine Region aufsteigenden *Abies cilicica* (Ant. et Kotschy) Carr. Auf Cypern findet sich die Subspecies *brevifolia* (Hook.) Holmboe. In der angrenzenden südeuxinischen Unterprovinz, deren Flora zu der des Kaukasus in Beziehung steht, sind *Picea orientalis* (L.) Link et Carr., *Abies Nordmanniana* (Stev.) Link charakteristische Bäume, namentlich in der oberen Waldregion. Auf dem Bithyn. Olymp und in Paphlagonien bildet Wälder *Abies Bornmülleriana* Mattf. In Griechenland sind als eigentümliche C. *Abies cephalonica* Loud. auf Cephalonia und *A. Apollinis* Link, letztere überall in der oberen Waldregion (1500—1700 m), auch wie *A. regiae Amaliae* Heldr. von Arkadien im Peloponnes und *A. panachaica* Heldr. als Varietät der vorigen angesehen, zu merken. Auf dem thessalischen Olymp kommen dann noch die in den Zentral-Rhodopen Bulgariens, auf dem Ossa, Pindus und Thasos wachsende *Abies Borisii regis* Mattf. und *Pinus leucodermis* Antoine vor, welche auch durch Serbien bis Montenegro und Dalmatien verbreitet ist, besonders schöne Bestände aber in der Herzegowina von 1400—1750 m bildet. Auf dem Ida wächst *Abies equi Trojani* Aschers et Graebn. In Italien haben wir keine eigentümliche C.; außer der gewöhnlichen Kiefer wird von den mitteleuropäischen C. die Edeltanne, *Abies alba* Mill., längs der Apenninen bis zu 37° 45', sowie auf Sizilien, den Nebroden und Korsika angetroffen; die Fichte aber fehlt südlich von den euganeischen Hügeln. Hingegen sind *Taxus baccata*, *Juniperus communis* und seine Form *nana* in Italien wie auch im übrigen Mittelmeergebiet mit Ausnahme des nordafrikanischen verbreitet, während *J. sabina* von den Alpenländern nach den Apenninen vorgedrungen dort seltener auftritt, als auf den Gebirgen der iberischen Halbinsel. Ferner ist *Pinus maritima* Lam. (*P. pinaster* Soland.) zu erwähnen, welche in Spanien, Südfrankreich, Ligurien, Toskana, Korsika und Dalmatien hauptsächlich litorale Bestände bildet. Die mit *P. leucodermis* und *P. maritima* verwandte *P. nigra* Arnold (*P. laricio* Poir.) zerfällt in einige Unterarten mit charakteristischer Verbreitung; die Varietät *austriaca* Höss ist von Niederösterreich bis Galizien, dem Banat und Dalmatien und durch Serbien bis Thessalien verbreitet; die Varietät *Poiretiana* Aschers. et Graebn. ist ausschließlich mediterran, von Spanien bis Kreta; die Varietät *Pallasiana* Aschers. et Graebn. beschränkt sich auf die Krim und Kleinasiens; hingegen ist die durch weniger steife Blätter ausgezeichnete Varietät *Salzmannii* (Dunal) Aschers. et Graebn. im Gebiet der Ostpyrenäen (Katalonien) und Sevennen zu Haus. Im südlichen Spanien, in der Provinz Malaga kommt in der Sierra de Yunquera, in der Sierra de la Nieve und der

Serrania de Ronda zwischen 974 und 1148 m die schöne *Abies pinsapo* Boiss. vor, und in Algerien, im östlichen Kabylien zwischen 1400 und 1740 m bildet *A. numidica* de Lannoy Carr. Wälder, zusammen mit *Cedrus atlantica* Manetti, welche auch im Atlas bis Tiaret als Waldbaum auftritt. Die südlichste Art des Gebietes ist *A. maroccana* Trabut, südlich von Tetuan, in den Gebirgen. Auch *Juniperus thurifera* L., ein bis 15 m hoher Baum, ist Spanien und Algier, vornehmlich als Küstenpflanze gemeinsam. Endlich war auch der Sandarak *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters (*Callitris quadrivalvis* Vent.), deren Verwandte (*T. Brongniartii*) während der Tertiärperiode in Südfrankreich existierte, lange Zeit nur aus den Gebirgen von Algier bis Marokko bekannt gewesen, wurde aber in neuerer Zeit auch im südöstlichen Spanien in der Provinz Murcia aufgefunden.

In Makaronesien sind als eigentümliche C. zu nennen: *Juniperus brevifolia* Antoine, dem *J. oxycedrus* nahe stehend, auf den Azoren; *Juniperus cedrus* Webb et Berth. und *Pinus canariensis* Ch. Smith auf den Kanaren, die erstere jetzt sehr selten geworden an der oberen Grenze der Waldregion, letztere an warmen trockenen Abhängen von 800 bis 1000 m Wälder bildend, stellenweise tiefer hinabsteigend.

Es bleibt nun noch von dem nördlichen extratropischen Florenreich das **mitteleuropäische und aralo-kaspische Gebiet** übrig, welches sich zwischen Mittelmeergebiet und dem subarktischen Europa ausbreitet. Von den spontan vorkommenden C. dieses Gebietes sind die verbreitetsten der **W a c h o l d e r**, *Juniperus communis*, die Kiefer, deren ausgedehnte Verbreitung nach Osten wir schon oben kennengelernt haben, und auch *Taxus baccata*. Letztere ist im Anschluß an ihre Verbreitung im Mittelmeergebiet durch ganz Mitteleuropa zerstreut, in den Gebirgsländern von den Pyrenäen bis zum Kaukasus, nordwärts bis  $64\frac{1}{2}^{\circ}$  im südlichen Norwegen, bis  $61^{\circ}$  in Schweden, dann bis zum westlichen Estland und Livland. In den Gebirgen Südspaniens steigt sie bis 1948 m empor, in den Karpathen über 1600 m, in der Schweiz bis 1400 m und in den bayrischen Alpen bis 1144 m. Die Unterarten lassen sich durch den Himalaya und Ostasien bis zum atlantischen Nordamerika verfolgen. Die **gewöhnliche Kiefer** oder **Föhre**, *Pinus silvestris*, ist fast im ganzen Gebiete verbreitet und fehlt nur im ungarischen Tieflande, im Bakonyer Walde, in den Zentralkarpathen, in Slavonien, im Banat, oberhalb der montanen Region der Hochgebirge. Die Kiefer fehlt gegenwärtig als spontaner Baum an den Nordsee-Küsten und Inseln, wie auch auf den dänischen Inseln, auch wurde ihr Indigenat im nordwestdeutschen Flachland bezweifelt; aber subfossile Funde aus Jütland (Hartz, Bidrag til Danmarks senglaziale Flora og Fauna: Danmarks Geol. Undersøgelse Række Nr. II. 1902 und H. A. Weber, Über spät- und postglaziale Ablagerungen in der Wyhraniederung bei Lobstädt und Borna und die Chronologie der Postglazialzeit Mitteleuropas, in Abh. Nat. Ver. Bremen 1918, Bd. XXIX. H. 1) sprechen dafür, daß die Föhre dort schon unter spätglazialen Verhältnissen neben *Betula nana* und *Salix polaris* aufgetreten ist; auch hat Saranso nachgewiesen, daß Föhren auf Seeland in frühneolithischer Zeit herrschten. Die Kiefer fehlt auch meistens in der Macchienregion des Mittelmeergebiets; ihre obere Grenze steigt im allgemeinen in der Richtung von Norden nach Süden in die Höhe, liegt aber unter gleicher Breite im Osten niedriger als im Westen. So steigt sie in den bayrischen Alpen im allgemeinen bis 1600 m, im Wallis bis 1800 m, in Südtirol bis 2016, im Berninagebiet bis 2100 m auf. Von den Unterarten der *P. silvestris* verdienen in pflanzengeographischer Beziehung noch besondere Beachtung Subsp. *engadinensis* Heer im Ober-Inntal bei Martinsbruck und Finstermünz, sowie subsp. *Frieseana* Wichura im nördlichen Skandinavien, erstere mit 5 Jahr andauernden Kurztrieben, letztere mit 8 Jahr aushaltenden. Die **Schwarzkiefer**, *Pinus nigra* Arn. mit ihren nach Norden vordringenden Varietäten, lernten wir schon als Baum des Mittelmeergebietes (S. 190) kennen; es kommt die Varietät *austriaca* in Niederösterreich, Kärnten, Krain, dem Litorale, Ungarn, Kroatien, Dalmatien, Bosnien und der Herzegowina vor; sie steigt am westlichsten Punkte ihres Bezirkes bis zu 1113 m, am Südende desselben bis zu 1247 m; Kalkboden scheint ihr besonders zuträglich zu sein. Das Areal der **Edeltanne** oder **Weißtanne**, *Abies alba* Mill., ist im Norden begrenzt durch eine Linie, welche in den Westpyrenäen unter  $43^{\circ}$  beginnend bei Roncesvalles den Kamm derselben überschreitet, dann nördlich derselben bei St. Béat verläuft, in die Auvergne eintritt und von hier, im allgemeinen nach Nordosten streichend, den

Ostabhang der Vogesen erreicht; ein nach Westen offener Bogen schließt von ihrem spontanen Vorkommen aus Luxemburg bis Eifel, die schwäbische Alb und das Neckar-Bergland, das Mainland, Westfalen und Harz. Sodann verläuft die Grenze vom Nordrand des Thüringer Waldes nach Osten durch Sachsen, die Niederlausitz und Schlesien bis in die Gegend von Sorau ( $51^{\circ} 40'$ ), von da nach dem Nordrande der Karpathen und durch Galizien bis jenseits Lemberg ( $50^{\circ}$ ), darauf direkt nach Süden durch die Bukowina. Die im Mittelmeergebiete verlaufende Südgrenze wurde bereits oben angedeutet. Die größten reinen Tannenwälder befinden sich am Nordabhang der Pyrenäen, in den Gebirgen von Mittelfrankreich, in den Vogesen, im Jura, Schwarzwald und Frankenwald, kleinere Bestände im Bayerischen und Böhmerwald, Thüringer Wald, Sachsen. In den Hochgebirgen ist sie meist der Fichte und Buche beigemengt; ihre untere und obere Grenze steigt sowohl in der Richtung von Norden nach Süden, wie auch in der von Osten nach Westen hinauf, in den Pyrenäen von Aragonien und in Sizilien steigt sie bis zu 1950 m hinauf. Die Fichte, *Picea excelsa* (Lam.) Lk., welche in Skandinavien seit der subborealen Zeit, als das Litorinameer seine größte Ausbreitung gewonnen hatte, von NO her eingewandert ist, auch während der Interglazialzeit fast durch ganz Mitteleuropa herrschte, fehlte in historischen Zeiten ursprünglich in einem großen Teile von Norddeutschland, in vielen Teilen des nordwestlichen Deutschland und in den Niederlanden, in einem großen Teile von Frankreich und Großbritannien, ferner im mittleren Böhmen, im südlichen Mähren, im mährisch-österreichischen, ober- und niederungarischen Tieflande, im mittelungarischen Berglande, in den tieferen Ebenen Süddeutschlands und im oberrheinischen Tieflande (Willkomm); sie findet sich aber spontan in den deutschen Mittelgebirgen, in der Lausitz, in der schlesischen Ebene, Polen, West- und Ostpreußen, selten im nordwestlichen Flachlande; im Süden wird sie allgemein subalpiner Gebirgsbaum, wo sie feuchte Luft und einen gleichmäßig durchfeuchten Boden findet. Zu beachten ist, daß die Alpenfichte (*P. excelsa* subvar. *alpestris* Brügger) durch glänzend grüne Blätter ausgezeichnet, in der subalpinen Region von Graubünden bis in die Seealpen beobachtet worden ist und wohl auch in den Ostalpen, sowie in den höheren Gebirgen Mitteleuropas nachgewiesen werden dürfte. Die Südgrenze verläuft vom Kopavnik in Serbien ( $43^{\circ}$ ) nordwestlich durch Kroatien nach den Alpen von Görz und Udine, sodann am Südrande der Alpen entlang, jedoch in die euganeischen Hügel ausbiegend, westwärts bis in die Seealpen ( $44^{\circ}$ ), zum Mont Ventoux, entlang der Sevennen und Pyrenäen, wo die Fichte im Walde von la Cinca bei  $42^{\circ} 30'$  ihren südlichsten Punkt erreicht. In den Ost-Pyrenäen erlangt auch die dort angeforstete Fichte ihre größte Höhe über dem Meere, am Canigou 2411 m, während sie in Bayern (bis 1820 m), in Südtirol (bis 2259 m), dem Wallis (bis 2260 m) und dem Engadin als Baum unter dieser Höhe bleibt. Als Strauch tritt sie häufig an der Waldgrenze auf. Die Lärche, *Larix decidua* Mill. (*L. europaea* DC.), findet sich gegenwärtig wild in den Alpen und Karpathen, im schlesisch-mährischen Gesenke (Kunzendorf bei Neustadt bis Freudental und Groß-Merlitz), im südlichen Randgebiete des böhmisch-mährischen Waldviertels um Pöggstall und am Jauerling im Hügelland Südpolens. Sie steigt in den Alpen teils mit der Fichte oder Zirbel, teils allein bis zur Baumgrenze hinauf, am höchsten im Unter-Engadin (bis zu 2323 m), oberhalb Trafoi (2400 m), im Martelltal am Ortler (2400 Meter). Die Zirbelkiefer oder Arve, *Pinus cembra* L., deren ausgedehntes Areal in Asien wir bereits kennengelernt haben und deren Verbreitungsverhältnisse sehr gründlich von Rikli in seinem Werk »Die Arve in der Schweiz (1909)« behandelt wurden, tritt in den mitteleuropäischen Hochgebirgen sehr zerstreut auf, teils allein, teils mit der Lärche, in lichten Beständen, oft krüppelig, von den Seealpen bis Niederösterreich (Gamstein), Obersteiermark (Zirbitzkogel bei Judenburg), Bleiberg in Kärnten, und Steiner Alpen (hier einzelne alte Bäume), in größeren Beständen noch in den Dolomit-alpen Tirols, und ihre Grenzen sind in Bayern 1340—1960 m, in Tirol 1900—2340 m, im Wallis bei 2400 m, am Bernina bei 2580 m. In den Karpathen erscheint die Arve inselartig an einzelnen Lokalitäten von der Tatra bis zum Baiku im Banat. Das Kiechholz, Krummholtz, oder die Latsche, *Pinus montana* Mill., tritt in einigen Unterarten auf: A. *P. pumilio* Hänke im Isergebirge, besonders charakteristisch auf dem Kamm des Riesengebirges, auf den Karpathen bis in das südliche Siebenbürgen, sodann auf dem moorigen Waldplateau Südböhmens und Mährens, im Böhmer und Bayrischen Walde, auf den Mooren Oberbayerns (hier das tiefste Vorkommen bei 649 m), in den Alpen (bis zu 2695 m) und auf dem Jura, auch in der Tatra und Bosnien.

*B. P. mughus* Scop. wächst namentlich auf den italienischen, engadiner, südtiroler (1720 bis 1950 m), kärntner (910—970 m) und krainer Alpen, aber auch in Niederösterreich und auf den Mooren bei Rosenheim in Oberbayern. *C. P. uncinata* Ram. (inkl. *P. rotundata* Link), von der Serrania de Cuenca (40°) in Spanien durch die Pyrenäen und Südfrankreich bis zum Jura, durch die Alpen (bis 2100 m) bis Siebenbürgen und Galizien, ferner im Fichtel-, Erz-, Iser-, Glatzgebirge, im mährisch-schlesischen Gesenke, auf der Babia Gora, in Mähren, Böhmen, Oberpfalz, Odenwald, Schwarzwald; in Spanien, den Pyrenäen und im unteren Engadin baumartig, sonst meist strauchartig. Im Tertiär existierte diese Form in Norddeutschland bis Königsberg und in England. Noch weiter verbreitet als die Krummholzkiefern ist der *S a d e b a u m*, richtiger *S e v e n s t r a u c h*, *Juniperus sabina* L., der in der Fichtenregion oder in der subalpinen Region der mitteleuropäischen Hochgebirge von Spanien bis zum Kaukasus vorkommt, wiewohl er niemals in so ausgedehnten Genossenschaften auftritt, wie die vorher genannten Arten. Schließlich sind noch folgende nur auf der Balkanhalbinsel vorkommende Arten zu erwähnen: *Pinus peuce* Griseb., die *M u r a k i e f e r* (*P. vermicularis* Janka), nur entfernt verwandt mit *P. excelsa* des Himalaya, im östlichen Montenegro auf den Sjekirica planina bei 1600—2000 m, in Nordalbanien, in den Voralpen der moesischen Länder (Rila Planina, Westrhodope, Balkan, Perin Planina in Ostmazedonien und auf dem Peristeri, wo Grisebach diese Art bis zur Baumgrenze und darüber hinaus in krummholzartiger Entwicklung beobachtete), ferner *Picea omorika* (Pančić) Willk., eine eigentümliche, mit *P. jezoensis* des nordöstlichen Asien verwandte Art, welche im südwestlichen Serbien, im östlichen Bosnien (44° 1'—43° 22') und Montenegro (Bezirk Drobniaci von 800—1500 m) meist im Laubwald eingesprengt, aber auch in Beständen vorkommt.

Der *K a u k a s u s*, der auch in seiner Vegetation eine Mittelstellung zwischen den Gebirgen des Mittelmeergebietes und des östlichen Mitteleuropas einnimmt, ist besonders charakteristisch durch das in der oberen Waldstufe häufige Auftreten von *Abies Nordmanniana* (Steven) Spach und *Picea orientalis* (L.) Link, in der subalpinen Region durch das Auftreten von *Juniperus sabina* und das Fehlen von *Pinus montana*, *P. cembra*, *P. peuce*. *Abies Nordmanniana* findet sich im westlichen Kaukasus von etwa 1900—2100 m und außerdem noch in den angrenzenden Gebirgen Kleinasiens bis zum Bithynischen Olymp; *Picea orientalis*, welche wie vorige oft geschlossene Wälder bildet, findet sich auch in Transkaukasien, Armenien, Mysien, Phrygien, Taurus und Antitaurus.

Wir gehen nun zu der südlichen Hemisphäre über. Während es für die Coniferenvegetation des nördlichen extratrop. Florengebietes als sicher anzunehmen ist, daß ein großer Teil derselben in den Nordpolarländern seine ursprüngliche Heimat hat, ist für die C. eines Teiles des südlichen extratropischen Florengebietes, welches wir auch wegen der seit den ältesten Zeiten datierenden enormen Ausdehnung der Ozeane als altozeanisches Gebiet bezeichnen, vorläufig nur ein sehr dürftiger paläontologischer Nachweis (Vorkommen fossiler *Araucaria* auf der Seymourinsel [s. oben S. 168]) dafür geführt, daß die jetzt von Eis starrenden Südpolarländer dereinst die Wiege oder Heimat der jetzt in Chile, Neu-Seeland, Ostaustralien vertretenen Coniferentypen waren, es ist dies vielmehr durch die nahe Verwandtschaft der in diesen Gebieten auftretenden Formen, sowie durch die bereits sicher feststehende Tatsache, daß einzelne der in Australien und Neuseeland vertretenen Typen in denselben Ländern früher weiter südlich vorkamen, wahrscheinlich gemacht, sowie auch dadurch, daß auf den jetzt völlig baumlosen Kerguelen dereinst mächtige Bäume existierten. Auch dürfen wir annehmen, daß längs der pazifischen Küsten, namentlich der asiatischen, ein schwacher Austausch zwischen alten Coniferentypen der nördlichen und südlichen Hemisphäre stattgefunden hat. Wie die nördlichen extratropischen Florengebiete stehen auch die altozeanischen mit den benachbarten tropischen in naher Beziehung. Wir werden daher hier zweckmäßig die Coniferenvegetation des antarktischen Florenreiches mit der der paläotropischen und neotropischen Florengebiete zusammen behandeln, wie es gerade die Nachbarschaft und Verwandtschaft der einzelnen Florengebiete zweckmäßig macht.

In der westlichen Waldprovinz des austral-antarktischen Gebietes von Amerika ist die südlichste *C. Libocedrus uvifera* (Don) Pilger (= *L. tetragona* [Hook.] Endl.), welche am Kap Horn, unter der Schneegrenze der Anden vorkommt; sie ist aber auch weiter nördlich bis nach Valdivia, daselbst in moorigen Wäldern bis zu 650 m aufsteigend, verbreitet und zeigt nach der Beschaffenheit ihres Standortes eine sehr verschiedenartige Stammwicklung von 0,8—50 m. Die nahe stehende *Lib. chilensis* (Don) Endl. bildet auf den Abhängen der chilenischen Anden von 44°—34 $\frac{1}{2}$ ° Wälder, bei Valdivia in einer Höhe von 1500—1600 m. Die ebenfalls zu den Cupressaceen gehörige *Fitzroya cupressoides* (Molina) Johnston (= *F. patagonica* J. D. Hook.) ist zwischen 43° und 40° verbreitet, in sumpfigen Wäldern größere Bestände mit 50 m hohen und 5 m dicken Stämmen bildend, in höheren Lagen niedriger. Die ausgedehntesten Wälder jedoch bildet zwischen 48° und 36°, niemals unter 450 m und stellenweise bis zur Schneegrenze hinaufreichend, die stattliche *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (*A. imbricata* Pav.). Von Podocarpaceen findet sich in der unteren Region der patagonischen Anden und in Valdivia *Saxegothaea conspicua* Lindl.; bis zu 600 m tritt zwischen 45° und 40° *Dacrydium Fonkii* (Phil.) Benth. als stark verzweigter Strauch auf. Zu diesen kommen noch einige Arten von *Podocarpus*, von denen *P. (Eupodocarpus) nubigenus* Lindl. (30° 20' bis 48°) stellenweise zusammen mit *Fitzroya* vorkommt, während *Podocarpus (Stachycarpus) andinus* Göpp. und *P. (Eupodocarpus) salignus* D. Don (*P. chilinus* Rich.) bis in die subalpine Region verbreitet sind. Dieser findet sich auch in Peru, woselbst, wie in anderen Teilen des südamerikanischen andinen Gebiets, noch andere Arten derselben Gattung angetroffen werden, so *P. (Eupodocarpus) Parlatorei* Pilg. in den Anden von Argentinien und Bolivien (bis 3200 m), *P. oleifolius* Don von Bolivia bis Costa-Rica, *P. guatemalensis* Standl. an der Küste von Guatemala, *P. (Eupodocarpus) glomeratus* Don von Peru bis Ecuador (am Chimborazo um 3000—4000 m) und *P. (Stachycarpus) montanus* (Willd.) Lodd. (*P. taxifolius* H. B. Kunth), letzterer auch noch auf den Anden von Kolumbien (2900—3500 m) und von Costa-Rica (um 2200 m), bis 40 m hohe Bäume bildend.

Von den westindischen Inseln kennen wir nur einige *Podocarpus*; *P. (Eupodocarpus) coriaceus* L. C. Rich. findet sich außer in Kolumbien und Venezuela auch auf den kleinen Antillen und Portoriko, *P. Purdieanus* Hook. und *P. Urbanii* Pilg. auf Jamaika, *P. angustifolius* Griseb. auf Kuba, alle wie auch die folgenden südbrasilianischen zur Sektion *Eupodocarpus* gehörig.

In der südbrasilianischen Florenprovinz, welche sonst im wesentlichen den Florencharakter des tropischen Amerika zeigt, haben wir ebenfalls einige Vertreter von *C.*, außer *Podocarpus Selloi* Klotzsch (S. Paulo und Minas) und *P. Lamberti* Klotzsch (S. Paulo u. Serra negra bei Rio de Janeiro) die stattliche *Araucaria angustifolia* (Bertol.) O. Ktze. (= *A. brasiliensis* Rich.), auf den Bergen zwischen 15 und 29 $\frac{1}{2}$ ° die weitausgedehnten Pinheiros bildend.

Fast unter denselben Breitengraden wie das reiche Coniferengebiet Chiles liegt Neuseeland, in dem wir nun auch wieder zahlreiche *C.*, und zwar zum Teil aus denselben Gattungen, welche in Chile vertreten waren, finden. So zunächst auf der nördlichen und südlichen Insel in Bergwäldern von 250—1300 m *Libocedrus Bidwillii* Hook. f., auf der nördlichen Insel von der Küste bis zu 600 m *M. Libocedrus plumosa* (Don) Sargent (= *L. Doniana* [Hook.] Endl.); auf der nördlichen und südlichen Insel 7 Arten von *Dacrydium*, darunter das fast 50 m hohe *D. cupressinum* Sol.; die meisten steigen bis zu 1300 m oder darüber auf, namentlich ist das strauchige *D. Bidwillii* Hook. f. meist subalpin. Ferner finden sich auf der nördlichen Insel 3 *Phyllocladus*, darunter der auch auf der südlichen Insel gefundene *Ph. trichomanoides* D. Don als 16—23 m hoher Baum und der meist strauchige *Ph. alpinus* Hook. f., sodann 7 *Podocarpus*, von denen 6 beiden Inseln gemeinsam sind; mehrere von ihnen erreichen eine bedeutende Höhe, so *P. (Stachycarpus) spicatus* R. Br. und *P. (Dacrycarpus) dacrydioides* A. Rich. über 50 m, *P. (Eupodocarpus) totara* Don über 30 m; der strauchige *P. (Eupodocarpus) nivalis* Hook. geht bis an die Region des ewigen Schnees hinauf. Endlich kommt gegenwärtig nur auf der nördlichen Insel bis zu 600 m *Agathis australis* (Lamb.) Salisb., die berühmte Kauri-Fichte vor; deren Harz wurde aber auch auf der südlichen Insel gefunden.

In der benachbarten **ostaustralischen Provinz des australischen Gebiets** finden wir einen gleichen Reichtum an C. in Tasmanien, das ebenso wie Neu-Seeland und das östliche australische Küstenland sich eines gleichmäßigen und feuchten Klimas erfreut. *Dacrydium Franklini* Hook. f., *Podocarpus (Eupodocarpus) alpinus* R. Br. (auch in Neu-Südwales) 1000—2000 m, *Phyllocladus aspleniifolius* (Labill.) Hook. f. entsprechen den neuseeländischen Arten derselben Gattungen. Außerdem haben wir aber hier die mit *Dacrydium* verwandte Gattung *Microcachrys*, von der *M. tetragona* (Hook.) Hook. f. auf Gebirgsmooren Tasmaniens niedriges, dem Boden angedrücktes Halbstrauchwerk bildet, ferner die eigenartige Gattung *Pherosphaera* mit *Ph. Hookeriana* Arber, ein auf alpinen Mooren Tasmaniens dem Boden angedrücktes Sträuchlein und *Ph. Fitzgeraldii* F. Müll. in Wäldern der Blauen Berge von Neu-Südwales. Von *Taxodiaceae* ist *Athrotaxis* mit 3 Arten im westlichen Tasmanien vertreten, die 13—15 m hohe *A. selaginoides* Don, *A. taxifolia* Hook. und *A. cupressoides* Don. Eine endemische Cupressacee ist der Strauch *Diselma Archeri* J. D. Hook. Von der in Australien mit 8 Arten entwickelten Gattung *Callitris* haben wir auf Tasmanien nur 2, deren eine, *C. tasmanica* R. T. Bak. et G. Smith, auch in Ostaustralien verbreitet ist. Es finden sich außer der genannten Art noch 7 in Neu-Südwales, darunter *C. verrucosa* R. Br. auch im zentralen Australien; 5 Arten gehören Westaustralien an und 1, *C. intratropica* F. v. Muell., kommt nur in Arnhem's Land und bei Port Darwin in Nordaustralien vor. In Westaustralien findet sich auch noch eine endemische Cupressacee, *Actinostrobus* Miqu. mit den beiden strauchigen Arten *A. pyramidalis* Miq. und *A. acuminatus* Parl.

Wie *Callitris* ist auch *Podocarpus* in Ost- und Westaustralien repräsentiert, in erstem durch 2 Arten, *P. elatus* R. Br. und *P. spinulosus* (Smith) R. Br., in letzterem nur durch eine strauchige, *P. (Eupodocarpus) Drouynianus* F. Muell.

In dem wärmeren, dem **Monsungebiet angehörigen nordöstlichen Australien** treten außer *Podocarpus (Stachycarpus) Ladei* Bailey auch *Araucariaceae* auf, so *Agathis robusta* (C. Moore) F. Muell., *A. microstachya* Bailey et White und *A. Palmerstonii* F. Muell., *Araucaria Bidwillii* Hook. und *Ar. Cunninghamii* Ait., letztere bis zu 60 m hoch werdend, von 14—29,50° und etwa 140 km landeinwärts große Wälder bildend.

Diese beiden Gattungen sind nun auch auf den benachbarten **Inseln des Monsungebietes** vertreten, *Agathis* auf Neu-Kaledonien, Neu-Schottland und der Charlotten-Insel, den neuen Hebriden, *Araucaria* durch die schöne, bis 60 m hohe *A. excelsa* R. Br. auf der Norfolk-Insel, und *A. Cookii* R. Br. nebst anderen Arten auf Neu-Kaledonien, woselbst auch 3 Arten *Callitris* noch mehr an die Coniferenflora Australiens erinnern, während die dort ebenfalls vertretenen Gattungen *Dacrydium*, *Agathis* und *Libocedrus* Beziehungen zu Neu-Seeland herstellen. Von der pantropischen Gattung *Podocarpus* sind bis jetzt 6 Arten in den Bergwäldern Neu-Kaledoniens nachgewiesen, welche zwischen den Laubbäumen zerstreut vorkommen. Habituell ist durch strauchigen Wuchs der am Boden hinkriechende *P. (Eupodocarpus) gnidioides* Carr. ausgezeichnet. *P. ustus* Brongn. et Gris, aus der Sektion *Microcarpus* ist ein reich verzweigter Strauch mit dicken schuppenförmigen Blättern. Auch die 4 von Neu-Kaledonien bekannten *Dacrydium*-Arten, die monotypische Taxacee *Austrotaxus spicata* Compton (400—1000 m), die monotypische Podocarpacee *Acmopyle Pancheri* (Brongn. et Gris) Pilg., die 3 *Callitris* und *Libocedrus austro-caledonica* Brongn. et Gris finden sich namentlich in den südlichen Bergwäldern von 1000—1400 m zerstreut, während *Agathis ovata* Warb. um 150 m mit einzeln stehenden Bäumen im Süden weit verbreitet ist, die *Araucaria*-Arten aber oft kleine Bestände bilden. Nach Vieillard (Ann. sc. nat. bot. 4. sér. XVI [1862] 56 ff.) sind von *Agathis* (»*Dammara*«) auf Neu-Kaledonien 3 Arten zu unterscheiden: *A. Moorii* (Lindl.) im Norden, *A. lanceolata* (Panch. et Sebert) in der Mitte, *A. ovata* (C. Moore) im Süden der Insel; 2 andere sind zweifelhaft. Brongniart und Gris haben (Ann. sc. nat. 5. sér. XIII [1870] 350 ff.) 5 Arten von neu-caledonischen *Araucaria* unterschieden: die schon erwähnte riesige *A. Cookii* R. Br. im Süden (soll auch auf den Neuen Hebriden vorkommen), *A. Balansae* Brongn. et Gris, um 500 m, *A. montana* Brongn. et Gris, nur 20—30 m hoch, um 900—1000 m (soll auch auf den Neuen Hebriden vorkommen). *A. Rulei* F. Müll. (= *A. intermedia* Vieill., 15—20 m), *A. Muellieri* Brongn. et Gris in der oberen Waldregion. So ist das kleine Neu-Kaledonien gegenwärtig das an Araucariaceen reichste Land. Aus diesem

Gründe habe ich auch das westliche Australien als Heimat der *Araucaria Cunninghamii* Ait. und *A. Bidwillii* Hook., die Norfolk-Insel mit der *A. excelsa* R. Br., die Lord Howe-Insel, das nördliche Neu-Seeland mit *Agathis* und Neu-Kaledonien als Araucarien-provinz des Monsungebietes zusammengefaßt, um diese auffallende Verbreitung der Araucariaceae in der Nachbarschaft des tropischen Ostaustralien vom florenentwicklungs geschichtlichen Standpunkt aus zu markieren. Konsequenterweise müßte auch die folgende papuatische Provinz damit verbunden werden, doch ist es aus anderen Gründen, namentlich wegen des in ihr herrschenden starken Endemismus, besser, diese getrennt zu halten.

In der papuischen Provinz mit Neu-Guinea und den benachbarten Inseln treten die Podocarpaceen mehr zurück. Bis jetzt kennen wir 6 *Podocarpus* (Sect. *Eupodocarpus*) aus Neu-Guinea, den weit verbreiteten, noch in Nepal auftretenden *P. nerifolius* Don, *P. Rumphii* Blume, der auch auf den Molukken vorkommt und *P. thevetiifolius* Zippel und die drei neuen Arten *P. Schlechteri* Pilg., *P. Ledermannii* Pilg. und *P. Pilgeri* Foxworthy (auch auf Celebes), sodann *Phyllocladus major* Pilger. Bemerkenswert ist auf dem Murgrave-Range in Britisch Neu-Guinea *Phyllocladus protractus* (Warb.) Pilg., der sich auch auf den Molukken und Philippinen findet. Von Araucariaceen sind besonders folgende bemerkenswert: *Agathis*? *Labillardieri* Warb., im westlichen, nördlichen und nordöstlichen Teil der Insel, *Araucaria Cunninghamii* Ait. im Südosten, von 2000 m an aufwärts, die Varietät *papuana* Lautbch. (= *A. Beccarii* Warb.) im Nordosten (800 bis 2000 m), im Norden (1000 m) und im Nordwesten auf dem Arfak (900—1200 m), dann noch 3 endemische Arten im Nordosten auf ehemaligem deutschen Kolonialgebiet, *A. Schumanniana* Warb. (um 1000 m), *A. Hunsteinii* K. Schum. (um 1300 m) und *A. Klinkii* Lautbch. (um 2000 m); beachtenswert ist das Vorkommen in höheren Regionen. Auch die weit verbreitete Cupressaceen-Gattung *Libocedrus* ist durch 3 endemische Arten vertreten: *L. papuana* F. Muell. im Nordosten und Südosten (3000 m), *L. torricellensis* Schltr. im Nordosten (900—1000 m) und *L. arfakensis* Gibbs (auf dem Arfak). Auf den Neuen Hebriden, die den Übergang von der Araucarien-Provinz zur melanesischen vermitteln, finden sich auch noch *Araucaria anitensis* C. Moore und *Agathis obtusa* (Lindl.) Warb., auf der benachbarten St. Cruz-Insel *Agathis macrophylla* (Lindl.) Warb.

Früher war man geneigt, fast alle Vertreter von *Agathis* im Monsungebiet der *A. alba* (Lam.) (Foxworthy (= *A. dammara* [Lamb.] Rich.) zuzurechnen; Warburg hat sich in der Monsunia (1900) S. 185, 186 dafür entschieden, außer den australischen (1), den neu-caledonischen (5), neu-seeländischen (1), den auf den Hebriden und Santa Cruz vorkommenden (2), der neu-guineensischen (1) noch 11 Arten anzunehmen, von denen die nördlichsten auf Malakka und den Philippinen auftreten. Inwieweit man Arten und Unterarten unterscheiden kann, wird sich erst später entscheiden lassen, da von vielen noch zu dürftiges Material vorliegt. Andere im Monsungebiet weit verbreitete Arten sind *Dacrydium elatum* (Roxb.) Wall. von Sumatra und Borneo bis zu den Fidschi-Inseln, Malakka, Tonkin und den Philippinen; der über 60 m hoch werdende *Podocarpus* (*Dacrycarpus*) *imbricatus* Bl. (*P. cupressinus* R. Br.) von Celebes über die Sunda-Inseln bis Nord-Burma, zu den Philippinen und Hainan; *P. nerifolius* Don von Neu-Guinea über die Molukken und Sunda-Inseln bis Nepal und Zentral-China.

Im einzelnen ist über die Coniferenflora der noch nicht besprochenen Provinzen des Monsungebietes folgendes zu bemerken. Auf den Fidschi-Inseln der melanesischen Provinz kommen vor: *Podocarpus* (*Eupodocarpus*) *affinis* Seem., in höheren Regionen Bestand bildend, und *P. (Nageia) vitiensis* Seem., *Agathis vitiensis* (Seem.) Warb. und *A. longifolia* (L.) Warb. — Auf Celebes und den Molukken der zentromalayischen Provinz wächst *Podocarpus Rumphii* Bl.; nur auf den Molukken kommen vor *P. (Nageia) Blumei* Endl., *P. nerifolius* Don, *Agathis dammara* und *A. regia* Warb., auf den Molukken (1500—2000 m) und auf den Philippinen, auch in Britisch Neu-Guinea *Phyllocladus protractus*, nur auf Celebes *P. (Eupodocarpus) celebicus* Warb., *P. imbricatus* und *A. celebica* (Koord.) Warb. — In der südwestmalayischen Provinz findet sich auf den 3 Inseln Borneo, Java, Sumatra: *Podocarpus nerifolius*, auf Borneo und Java: *Podocarpus imbricatus*; auf Borneo und Sumatra: *P. (Eupodocarpus) Teysmannii* Miq. und *P. nerifolius* Don; ferner auf Borneo und den Philippinen *Dacrydium falciforme* (Parl.) Pilg.; auf Borneo, den Philippinen, Sumatra und Malakka *Podocarpus (Eupodocarpus) polystachyus* R. Br.; auf Borneo, den Philippinen und

Sumatra *Pinus Merkusii* Jungh. et de Vriese; auf Borneo allein: *Podocarpus (Nageia) Motleyi* (Parl.) Dümm. (= *P. Beccarii* Parl.), *Dacrydium Beccarii* Parl., *D. Gibbsiae* Stapf, *Agathis borneensis* Warb., *A. Beccarii* Warb. und *Phyllocladus hypophylloides* Hook. f., letzterer auf dem Kini-Balu um 2500 m. — Die auf J a v a vorkommenden *Podocarpus* finden sich auch in anderen Teilen des Monsungebietes, wie die bereits erwähnten *P. imbricatus*, *P. Blumei*, *P. nerifolius*, *P. (Stachycarpus) amarus* Bl. (in Queensland und auf Sumatra), *P. (Eupodocarpus) polystachyus* R. Br. und *Agathis macrostachys* Warb. nur noch auf Sumatra, *P. Koordersii* Pilger auch auf den Andamanen (?). Endemische C. sind von Sumatra bis jetzt nicht bekannt, doch ist zu beachten, daß auch noch auf dieser Insel um 1000—1300 m *Pinus Merkusii* Junghuhn et de Vriese vorkommt. Von Malakka kennen wir die wenigen bereits erwähnten, in andern Teilen der südwestmalayischen Provinz vorkommenden Arten von *Dacrydium* und *Podocarpus*: *D. elatum*, *P. imbricatus* und *P. nerifolius*. Letzterer reicht bis zum tropischen Himalaya und bis in die nordwestmalayische Provinz. In Malakka (Penang und Perak) ist aber noch *Agathis rhomboidalis* Warb. (*A. loranthifolia* »Salisb.« Hook. f. Fl. Brit. Ind. V. 650 excl. syn.) heimisch; doch ist dieser Name durch *A. alba* (Lam.) Foxw. zu ersetzen, wenn, wie Foxworth und Merrill es als wahrscheinlich bezeichnen, die von Warburg unterschiedenen Arten nur Formen einer im malayischen Archipel verbreiteten Art sind. Der nordwestmalayische Provinz gehören an: *Podocarpus (Nageia) Wallichianus* Presl (Assam, Khasia, Sillet, nach Hooker auch in Burma, auf Malakka und im südlichen Vorderindien bei Tinnevelly um 1000—1600 m), *Pinus khasya* (s. S. 187, 188) und *P. Merkusii*.

Aus der hinterindisch-ostasiatischen Provinz sind mir nur bekannt geworden: *Dacrydium elatum* von Tonkin und *Pinus Merkusii* de Vriese vom westlichen Indo-China.

Die in neuerer Zeit so gut durchforschte Provinz der Philippinen besitzt ähnlich wie Borneo eine größere Anzahl von C., den verbreiteten *Podocarpus imbricatus*, *P. (Eupodocarpus) costalis* C. Presl, *P. glaucus* Foxworthy, *P. Pilgeri* Foxw. (auch auf Celebes), *P. brevifolius* Foxw. (auch auf Borneo), *P. philippinensis* Foxw., *P. protractus* (Warb.) Pilg. (auch auf den Molukken); *Agathis philippinensis* Warb.; *Pinus Merkusii* und die auch in Nord-Burma sowie auf Timor vorkommende *P. insularis* Endl., endlich auch *Taxus baccata* subsp. *Wallichiana* (Zuce.) Pilg., die wir über Celebes und Burma bis zum Himalaya verfolgen können.

Eine beachtenswerte pflanzengeographische Tatsache ist, daß wir auf der vorderindischen Halbinsel außer dem auf S. 188 erwähnten *Podocarpus Wallichianus* keine einheimischen C. kennen, auch keine auf Ceylon. Die in den westlichen Ghats um Goa häufig kultivierte *Cupressus glauca* Lamk. ist dort nicht heimisch, nach Hooker f. möglicherweise zu *C. torulosa* Don oder zu *C. sempervirens* L. gehörig.

Die Zahl der C. im südlichen und tropischen Afrika ist nur gering. *Podocarpus* und *Widdringtonia* sind hier mit einigen Arten, *Juniperus* mit einer vertreten; aber nur im Gebirgsland. In dem durch Winterregen klimatisch und durch zahlreiche eigentümliche Typen charakterisierten südwestlichen Kapland tragen die sogenannten Cederberge oberhalb 1000 m jetzt nur noch kümmerliche Reste der ehemals ausgedehnten Wälder von *Widdringtonia juniperoides* (L.) Endl., welche bei Clanwilliam ihre Nordgrenze findet; dieser Art nahe verwandt ist *W. Schwarzi* (Marloth) Masters von den Kongubergen (800—1000 m). Im Osten findet sich vom Tafelberg bis Grahamstown *W. cupressoides* (L.) Endl. Neuerdings wurde die auf den Drakensbergen in einzelnen hochgelegenen Beständen vorkommende, mit *W. cupressoides* verwandte Art als *W. dracomontana* Stapf unterschieden. Daran schließt sich im tropischen Afrika die bis 45 m hohe *W. Whytei* Rendle (*W. Mahoni* Mast.) der Milanzi-Berge im Süden des Nyassa-Sees (2000 bis 3000 m), sowie in den Melsetter- und Chimanimobergen im südöstlichen Rhodesia (1500 bis 2300 m). Weiter gegen Norden treffen wir in den östlichen Hochgebirgen Afrikas vom Nordende des Nyassa-Sees bis Abyssinien und bis zum Somalland den bis 40 m hohen Wachholderbaum *Juniperus procera* Hochst.; er bildet im abyssinischen Hochland Bestände zwischen 2600 und 3300 m ü. M.; das nördlichste Vorkommen dürfte bei Bayla sein; ostwärts wird er noch im Gebirge des nördlichen Somalalandes bei Meid in geringer Höhe (1600—1800 m ü. M.) und wahrscheinlich auch im glücklichen Arabien angetroffen, sofern

der von Botta auf dem Dschebel Sabor ausgedehnte Wälder bildende baumartige *Juniperus* hierher gehört. (Vgl. Deflers, *Voyage au Yemen* [1899] p. 20.) Von der Eritrea und Abyssinien aus kann man die Bestände des Baumes über die Gipfel und Schluchten des Gallalandes nach dem Mau-Plateau östlich vom Victoria-Njana (2300—3000 m), entlang der Ugandabahn bis Kikuju, am Fuß der Aberdarakette und am Westabhang des Kenia verfolgen. Dann bildet der Baum große Höhenwälder in Westusambara, namentlich den sogenannten Schummewald oberhalb Kwai, geht aber auch bis an den Rand der Gebirgsbuschsteppe herab, ebenso am Nordostabhang des Meru (bis zu 1600 m), während am Nordabhang des Kilimandscharo die Bestände sich zwischen 2000 und 2800 m halten. Ziemlich häufig ist der Baum auch im Kingagebirge, namentlich am Kipengererücken. Im allgemeinen kann man sagen, daß der Baum wie seine in den trockneren Teilen des Mittelmeergebietes vorkommenden Verwandten (*J. excelsa* M. Bieb. und *J. thurifera* L.) allzu reichliche Niederschläge nicht liebt und den Seewinden exponierte Abhänge meidet. Die Arten von *Podocarpus* finden sich in den subtropischen Regionen Afrikas; 4 Arten gehören der Sektion *Stachycarpus* an, darunter die einzige guineensische, *P. Mannii* Hook. f. auf der Insel S. Thomé von 1450—2142 m. In Ostafrika finden sich *P. usambarensis* Pilger, ein bis 40 m hoher Baum West-Usambaras (1500—1900 m), *P. gracilior* Pilger vom Massaihochland durch das Gallahochland bis Abyssinien (in Tigre um 2600 m), und *P. falcatus* (Thunb.) R. Br. von den Drakensbergen Natalis durch das Pondoland bis Uitenhage. 3 Arten gehören zur Sektion *Eupodocarpus*: *P. elongatus* (Ait.) l'Hér. als etwa 25 m Höhe erreichender Baum in Schluchten des südwestafrikanischen Gebirges von Paarl bis Clanwilliam, *P. latifolius* (Thunb.) R. Br. (*P. Thunbergii* Hook.) vom Ostabhang des Tafelberges bis Grahamstown, also im Hügelland, im Egosawald des Pondolandes (bei 200—800 Meter), auf den Drakensbergen und im nördlichen Kingagebirge (noch bis 2500 m) und *P. milanjanus* Rendle, weit verbreitet auf den Hochgebirgen Ostafrikas, stellenweise zusammen mit *P. usambarensis*. Bis jetzt wurde der bis 30 m hohe Baum nachgewiesen auf den Milanjibergen im Süden des Nyassa-Sees, in Uhehe, Uluguru (2200—2500 m), Westusambara (1600—2700 m), am Kilimandscharo (2000—2900 m), im Massaihochland und am Runssoro (2600 m), also überall in Höhenwäldern.

Im madagassischen Gebiet finden sich auf Madagaskar nur einige Vertreter der in dem benachbarten Südafrika vorkommenden Gattungen: *Podocarpus madagascariensis* Bak., sehr häufig in den Wäldern des Inneren, ferner *Widdringtonia Commersonii* Endl. Von den Maskarenen kennen wir keine Coniferen.

Da das Erscheinen dieses Bandes schon für das Jahr 1924 vorgesehen war, hatte ich die hier gegebene Schilderung der Verbreitung der Coniferen bereits 1923 abgeschlossen. Da erhielt ich Anfang Januar 1925 die in den Mitteilungen der Deutschen dendrologischen Gesellschaftschaft des Jahres 1924 (Nr. 34, S. 81—99, mit 4 Karten) veröffentlichte Abhandlung des Sanitätsrats Dr. F. r a n z K o c h (Reichenhall) »Über die rezente und fossile Verbreitung der Koniferen im Lichte neuerer geologischer Theorien«. Diese sind die R e i b i s c h - S i m r o t h s c h e Pendulationstheorie und W e g e n e r s Verschiebungstheorie der Kontinente. Da ich bei meinen Versuchen, die gegenwärtige Verbreitung der Pflanzen zu erklären, auf von den Geologen und Geographen als wahrscheinlich angenommene Veränderungen in der Verteilung von Wasser und Land, auf nachgewiesene Hebungen und Senkungen, sowie auf allgemein anerkannte Klimaänderungen mich zu stützen suchte, war ich bestrebt, auch über die beiden erwähnten Theorien ein sachverständiges Urteil zu vernehmen, fand aber gerade bei Geologen und Geographen, auch bei Astronomen nicht eine solche Anerkennung der angeführten Theorien, daß ich ermutigt worden wäre, dieselben als unabeweisbare Grundlage für die Erklärung der seit der Kreidezeit eingetretenen Pflanzenwanderungen anzunehmen. Da das Vorkommen von *C. in praeglazialer* Zeit wie in den nördlichen Polarländern auch in den südlichen durch fossile Funde bezeugt ist, können wir uns mit diesen Tatsachen begnügen, die uns die Annahme von Wanderungen längs der Meridiane in niedere Breiten während der Eiszeit besonders in gebirgigen Gegenden erleichtern.

So habe ich mich entschlossen, in meine Darstellung nichts von der Abhandlung des Herrn Dr. K o c h aufzunehmen, möchte es aber nicht unterlassen, auf dieselbe hinzuweisen und von den Ergebnissen seiner Betrachtungen folgendes anzuführen:

1. Wir lehnen die Polwanderung auf dem »Schwingungskreis« nach Reibisch-Simroth als zu schematisch und den Tatsachen Zwang antuend ab und ersetzen sie durch die Polwanderungen im Gebiet der »Schwingungszone«.

2. Diese Polwanderungen sind nur verständlich auf Grund der Wegener'schen Verschiebungstheorie der Kontinente. Das rezente und fossile Vorkommen der Coniferen steht mit der Polwanderungs- und Verschiebungstheorie völlig im Einklang und ist nur durch sie befriedigend zu erklären.

3. Wir nehmen die Entstehung der Coniferen aus den Pteridospermen der tropischen Karbonflora innerhalb der Schwingungszone an, bei bald erfolgender Ausbildung einer nördlichen und südlichen Gruppe, — unter dem Einfluß der fortschreitenden permokarbonischen Vereisung.

4. Die ursprünglich in der Schwingungszone entstandene Südgruppe ist dort infolge eigenartiger klimatischer Bedingungen bis auf Reste wieder geschwunden und über die Ostantarktis zum größeren Teile nach Ostaustralien ausgewichen, wo sie sich sekundär zu neuer Blüte entfaltet hat; ein kleiner Teil hat sich über die Westantarktis nach dem Süden Südamerikas gerettet.

5. Die älteren Formen der Nordgruppe, besonders die Taxoideen, sind im behringländischen Abschnitt der Schwingungszone entstanden und von dem von Süden vorrückenden Pol teils in die heutige Arktis, teils längs der beiden pazifischen Küsten zurückgewichen, an denen wir die rezenten alten Arten fast ausschließlich antreffen; die in die Arktis gedrängten Formen wurden im späteren Tertiär von der vorrückenden Vereisung teils vernichtet, teils nach Süden auf Eurasien und Nordamerika abgedrängt. Die jüngeren Formen, besonders die Abietineen, eroberten in der ersten Hälfte des Tertiär die Nordkontinente, wurden aber in dessen späterem Verlauf in die Gebirge hinaufgedrängt und in Europa und Westasien, während der diluvialen Eiszeit, stark an Artenzahl reduziert. — Dagegen scheinen die Kiefern auch jetzt noch weiter in die nördlichen Tropen vorzudringen.

## Taxaceae

von

R. Pilger.

Mit 3 Figuren

*Taxaceae* Lindl., Nat. Syst. ed. 2 (1836) 316 pr. p.; Pilger, in Engl. Bot. Jahrb. LIV (1916) 33.

**Wichtigste Literatur:** Vgl. Literaturangaben beim allgemeinen Abschnitt über Coniferen. Endlicher, *Synopsis Conif.* (1847) *Taxineae* pr. p. 231, 240—244. — Parlatore, *Taxineae* pr. p., in DC. *Prodri. XVI*. 2 (1868) 367, 499—502, 504—506. — Benth am, *Taxaceae* pr. p., in Benth am et Hooker f., *Gen. Pl. III* (1880) 422, 431—432. — Eichler, *Taxoideae—Taxaceae* pr. p., in E. P. 1. Auf. II. 1 (1887) 66, 111—113. — R. Pilger, *Taxaceae—Taxoideae—Taxaceae*, in Engler, *Pflanzenreich IV. 5* (1903); *Taxaceae*, in Mitt. D. Dendr. Ges. 25 (1916); Die Morphologie des weiblichen Blütenprößchens von *Taxus*, in Engl. Bot. Jahrb. XLII (1909) 241—250. — Oliver, The ovules of the older Gymnosperms, in Ann. of Bot. XVII (1903) 451—476, T. 24. — K. G öbel, Über die Pollenentleerung bei einigen Gymnospermen, in Flora XCI (1902) 287—292. — L. J äger, Beiträge zur Kenntnis der Endospermibildung und zur Embryologie von *Taxus baccata* L., in Flora LXXXVI (1899) 241—288. — E. Strasburger, Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschließenden Erörterungen, in Festschr. zum siebzigsten Geburtstage von Ernst Haeckel, Jena 1907, 18 S. — Agnes Robertson, Spore formation in *Torreya californica*, in The New Phytol. III (1904) 133—148, T. 3—4; Studies in the morphology of *Torreya californica* II. The sexual organs and fertilization, I. c. 205—216, T. 7—9, — J. M. Coulter and W. J. G. Land, Gametophytes and embryo of *Torreya taxifolia*, in Bot. Gaz. XXXIX (1905) 161—178, T. A und 1—3. — A. W. Dupler, The gametophytes of *Taxus canadensis* Marsh., in Bot. Gaz. LXIV (1917) 115—136, T. 11—14; Staminate strobilus of *Taxus canadensis*, I. c. LXVIII (1919) 345—366, T. 24—26; Ovuliferous structures of *Taxus canadensis*, in Bot. Gaz. LXIX (1920) 492—520. — Birkal Sahni, On certain archaic features in the seed of *Taxus baccata*, with remarks on the antiquity of the *Taxineae*, in Ann. of Bot. XXXIV (1920) 117—133. —

**Merkmale.** ♂ Blüten einzeln oder in kleinen Ähren (*Austrotaxus*) in den Blattachsen; Stam. mit 2—8 Sporangien. ♀ Blüten an kleinen axillären Sprißchen, am Grunde von

Schuppenblattpaaren umgeben, Samenanlage 1 terminal mit 1 Integument, Same von einem Arillus  $\pm$  bedeckt. — Reichverzweigte Sträucher oder Bäume mit linealischen, nadelförmigen, selten (*Austrotaxus*) längeren, linealisch-lanzettlichen Blättern.

**Anatomie der Vegetationsorgane.** Über die allgemeinen Verhältnisse ist der Abschnitt »Anatomie« bei den Pinaceen zu vergleichen. Bei *Taxus* fehlen sowohl in den Blättern wie im Stamm Harzlücken, das gleiche gilt für *Austrotaxus*; doch sind in dem Holz der Wurzel von *Taxus cuspidata* harzführende Parenchymzellen festgestellt worden (vgl. Mary C. Bliss in Bot. Gaz. LXVI [1918] 57). Ebenso bemerkt Chauveau (Cpts. Rend. Acad. Paris 136 [1903] 1093 und 139 [1904] 881), daß im Blatt von *Taxus* im Frühjahr über und unter dem Gefäßbündel einige sezernierende Zellen von beträchtlicher Länge mit harzhähnlichem Inhalt vorhanden sind, die sich im Sommer kammern und im Herbst nicht mehr kenntlich sind; derartige sezernierende Elemente sind von weiterer Verbreitung bei den Coniferen überhaupt. Das Blatt von *Taxus* hat an der Oberseite zwei Reihen von Palissadenzellen. Die Spaltöffnungen stehen in zwei Streifen rechts und links vom Mittelnerv auf der Unterseite; die Epidermiszellen sind im Umkreis des Vorhofes wallartig emporgezogen. In den Streifen wird kein Wachs ausgeschieden, so daß sie nicht weißlich sind. Ferner fehlen im Blatt die sonst so häufig vorkommenden sklerenchymatischen Zellen; das Fehlen mechanischer Elemente läßt sich aus dem Standort, der gewöhnlich feucht und schattig ist, erklären. Das Holz von *Taxus* ist sehr hart, zäh und schwer. Bemerkenswert sind die spiraligen Verdickungsleisten der Tracheiden des sekundären Zuwachs. Diese kommen ebenso bei *Torreya* vor, fehlen aber dem Holz von *Austrotaxus*.

Bei *Torreya* sind die Epidermiszellen des Blattes verholzt und haben außerordentlich stark verdickte Wände, so daß das Lumen nur punktförmig oder strichförmig ist. Ein verdicktes Hypoderm fehlt, doch sind einzelne Zellen des Blattgewebes sklerenchymatisch ausgebildet. Die Spaltöffnungen liegen nur in den gefärbten Streifen auf der Blattunterseite; hier sind die Epidermiszellen senkrecht zur Blattoberfläche stark gestreckt, so daß die Spaltöffnungen in tiefen Höhlungen liegen. Unter dem Gefäßbündel liegt ein großer Harzgang. Die primäre Rinde des Stammes besitzt sklerenchymatisch verdickte Zellen. Im Holz sind harzhaltige Parenchymzellen zerstreut (vgl. Bliss 1. c.).

**Inhaltsstoffe.** *Taxus baccata* ist in allen Teilen mit Ausnahme des süßlich-schleimigen Arillus giftig. Das Gift ist ein Alkaloid, das 1876 von Maré als weißes, kristallinisches Pulver dargestellt wurde und von ihm Taxin genannt wurde. Die praktischen Erfahrungen über die Giftwirkung der Eibe sind widersprechend. Viele Forstleute behaupten, daß das Wild ohne Schaden Blätter und Früchte aböst; von anderen wird erwähnt, daß sie Wild nach Genuß von Eibenzweigen eingegangen auffanden. Besonders häufig werden Vergiftungen von Pferden angegeben, während Rindvieh widerstandsfähiger ist.

Die Arten von *Torreya* sind durch den unangenehmen Geruch ihres Harzes auffallend, der sich besonders beim Zerreiben der Blätter und an den Früchten bemerkbar macht; am schärfsten tritt er bei *T. californica* hervor. Das Öl aus dem Nährgewebe des Samens von *T. nucifera* wird in Japan zu Speisezwecken benutzt (Kay-Öl).

**Blütenverhältnisse.** Die Blüten sind diözisch, nur in vereinzelten Fällen ist Monözie beobachtet worden. Die ♂ Blüten von *Taxus*, die bei der europäischen Form schon im Herbst ausgebildet sind und im ersten Frühjahr stäuben, stehen einzeln zerstreut in der Achsel von Nadelblättern. Sie sind ungefähr 5 mm lang, kugelig, kurz gestielt, abwärts gerichtet, zu ihrem Schutze im jungen Zustande von kleinen Schuppen völlig eingehüllt, die beiden obersten Schuppen sind größer, zart, weißlich, ungefähr 3 mm lang. Zur Blütezeit kommen die Antheren aus der Schuppenhülle hervor. An der Blütenachse stehen 6—14 Antheren; ihr Filament ist am oberen Ende in eine schildförmige, runde Platte verbreitert, die mit gleichmäßigen, vom Zentrum ausstrahlenden Furchen der Anzahl der Sporangien entsprechend versehen ist. Diese Platte ist gebildet aus den oberen abgeflachten Wandungen der Sporangien, die in einer Anzahl von 6—8 gleichmäßig rund um das Filament stehen und mit diesem und unter sich verwachsen sind. Die Öffnung erfolgt, indem die Sporangien mit ihren gemeinsamen Wandungen sich vom Filament lösen, wobei unregelmäßige Teilchen der Wandungen an diesem hängen bleiben. Schließlich breiten sich die Fächer vollständig in der Ebene des Schildchens aus, doch sind sie zum Teil oblitteriert und nur in unregelmäßigen Fetzen erhalten.

Bei *Torreya* stehen die ♂ Blüten einzeln in den Blattachseln, und zwar an bestimmten

Zweigen außerordentlich zahlreich. Am Grunde ist die Blüte von einer Schuppenhülle umgeben; die dicken und starren Schuppen stehen in vier Reihen und sind schwach gekielt, so daß ein kurzer, vierkantiger Stiel entsteht; nach oben zu werden die Schuppen größer und dünner; die Achse der Blüte ist zylindrisch, dickfleischig; an ihr stehen die zahlreichen Stam. dicht gedrängt in alternierenden Viererwirtern; das kurze, wagerecht von der Achse abstehende Filament geht aus in eine breitgestreckte, sehr kurze Endschuppe, die am oberen Rande unregelmäßig gezähnelt ist; von ihr hängen vier völlig voneinander getrennte Sporangien herab, die auf der Innenseite mit breitem Längsriß von der Spitze bis zum Grunde aufspringen; die Fächer breiten sich endlich fast flach aus.

Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß auch bei *Torreya* die Antheren ursprünglich wie bei *Taxus* schildförmig sind. Nach Coulter und Land werden bei



Fig. 113. *Taxus baccata* L. subsp. *eubaccata* Pilger. a Männlicher, weiblicher und fruchtender Zweig. b Zweig mit einer Doppelfrucht. c ♂ Blüte. d ♀ Sprößchen mit Doppelfrucht. e ♀ Sprößchen. f, g ♀ Sprößchen mit Frucht. h Same mit Arillus im Längsschnitt. i Same im Längsschnitt. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. 111.)

*T. taxifolia* zuerst 7 Sporangien am Stam. angelegt, die um die zentrale Achse herum wie bei *Taxus* orientiert sind. Die drei inneren sind aber nur im Stadium der primären sporegenen Zelle vorhanden, die sich nicht weiter teilt. Das Gewebe wird hier desorganisiert und durch eine Harzlücke ersetzt, während sich die äußeren Anlagen zu normalen Sporangien entwickeln. Gelegentlich können sich aber auch die sonst abortierenden Sporangien weiterentwickeln.

Im Gegensatz zu beiden Gattungen stehen bei *Austrotaxus* die ♂ Blüten in kleinen Ähren in den Achseln von Blättern oder von Schuppenblättern am Grunde kurzer Zweige; die Ähren sind mit 12–15 kleinen breiten Brakteen versehen, in deren Achseln die Einzelblüten stehen; diese mit 1–5 schildförmigen Stam. mit kurzem Filament und 2–4 Sporangien.

Die kleinen ♀ Blüten sprößchen von *Taxus baccata*, die einzeln axillär angelegt werden, sind in der Jugend den Laubknospen nicht unähnlich; sie sind mit winzigen, übereinanderfallenden, spiraling gestellten Schuppen bedeckt. Anscheinend endständig am Sprößchen tritt die ♀ Blüte hervor (Fig. 113). Untersuchen wir jedoch die

Schuppen, die sie direkt umgeben und zur Blüte gehören, so zeigt sich, daß sie nicht spiraling gestellt sind, sondern in drei gekreuzten Paaren (Fig. 114 A). Es ergibt sich, daß die Blüte mit ihren drei Schuppenpaaren ein Seitensprößchen (sekundäres Sprößchen) in der Achsel der zunächst nach unten zu folgenden Schuppe ist; die Achse des primären Sprößchens ist oberhalb dieses Seitensprößchens reduziert. Nun birgt das ♀ Blüten-sprößchen normal noch eine kleine, kaum oder wenig hervortretende Blütenknospe; diese steht in der Achsel der nach unten zu folgenden nächsten Schuppe. Öfters ist diese Knospe stärker entwickelt, so daß sie aus der Schuppe deutlicher heraustritt (Fig. 114 B); dies kann auch weiter gehen, so daß dann am Sprößchen zwei Blüten sich gleichmäßig entwickeln und auch Früchte bilden (Fig. 114 C). An einzelnen *Taxus*-pflanzen findet man solche Doppelfrüchte am weiblichen Sprößchen sehr häufig. In seltenen Fällen kann sogar noch eine dritte Schuppe fruchtbar werden, so daß dann am Sprößchen drei Früchte stehen.

Ferner kann das Blüten-sprößchen auch aus unteren Schuppen verzweigt sein, so daß 2-3 Seitensprosse entstehen, die jeder wie das normale Haupt-sprößchen eine Blüte und eine Knospe tragen. Es ist somit aus dem Blüten-sprößchen ein kleiner Blütenstand geworden (Fig. 114 D).

Damit sind die Variationsmöglichkeiten noch nicht erschöpft, der ganzen geschilderten Entwicklungsreihe steht der Fall gegenüber, daß nur eine Blüte ausgebildet und die Achse über sie hinaus ± verlängert wird. Die Spitze des Sprößchens, die sonst, wie oben erwähnt, ganz verkümmert, kann sich im Blütejahr ± über die einzelne Blüte mit ihren drei Schuppen hinaus verlängern und dort noch eine Anzahl spiraling gestellter Schuppen entwickeln; dann fehlt die zweite oder dritte Blüte oder Knospe.

Kurz zusammengefaßt läßt sich also über das ♀ Sprößchen folgendes sagen: Die ♀ Blüten von *Taxus* stehen an axillären Sprößchen, die mit kleinen, dicken, übereinander-fallenden, spiraling gestellten Schuppen bedeckt sind. Entweder wird nur ein Schuppen-blatt fertil und die Fortsetzung der Achse über dieses hinaus ist ± entwickelt, oder mehrere dieser Schuppen, und zwar aufeinanderfolgende, werden fertil und dienen als Deckblätter für ♀ Blüten, die von drei gekreuzten Schuppenpaaren umgeben sind. Dann wird entweder nur eine Blüte voll entwickelt, diese stellt sich in der Richtung der Haupt-achse und drängt die in der Achsel der darunter stehenden Schuppe entwickelte Blüte zur Seite; oder aber zwei Blüten werden voll ausgebildet und eventuell eine Knospe in der Achsel einer dritten Schuppe, oder endlich drei Blüten gelangen zur Entwicklung. Ferner kann das ♀ Sprößchen auch aus den unteren Schuppen sich verzweigen, so daß 2-3 gleich-wertige mit Schuppen bedeckte Achsen entstehen, die einem gewöhnlichen ♀ Sprößchen gleichgebaut sind. Mehr als drei Blüten gelangen nicht zur Ausbildung.

Duppler (1920) untersuchte die subsp. *canadensis* (*Taxus canadensis*). Das Blüten-sprößchen entsteht im Frühjahr als Knospe in der Achsel eines Laubblattes, das sekundäre Sprößchen markiert sich in der Achsel von einer der obersten Schuppen zu Beginn des Monats Juli. Die Spitze des primären Sprößchens ruht bis zum nächsten Frühjahr (Blüte-jahr), dann kann dieses als ganz kleiner Kurztrieb weiterwachsen oder gelegentlich zu einem belaubten Sproß auswachsen, der nur wenige Blätter trägt oder auch sich wie ein normaler Laubtrieb verhält und von diesem sich nur durch die seitliche Samenanlage an der Basis unterscheidet. Das kleine kurztriebige Blüten-sprößchen kann auch mehrere Jahre funktionieren und sekundäre Sprößchen erzeugen.

Die Samenanlage selbst ist endständig, aufrecht und hat ein Integument, das kurz gleichmäßig in die schmale Mikropyle verläuft; zur Zeit der Bestäubung ragt die Mikropyle gerade aus den Schuppen heraus. Schon zur Blütezeit bildet sich am Grunde der Samenanlage ein kleiner Ringwulst aus, der allmählich mit der Samenanlage heranwächst und schließlich den Samen als dickfleischiger roter Samenmantel (Arillus, Cupula) umgibt.

Bei *Torreya* stehen die ♀ Blüten in geringer Zahl paarweise in den Achseln der ersten kleineren Blätter am Grunde von später austreibenden Zweigen, und zwar stehen diese Paare an ganz verkürzten rudimentären Zweiglein, die über die Blüten hinaus nicht oder nur mit einem kleinen Schuppenblättchen verlängert sind; an diesen rudimentären Zweiglein stehen zunächst 2 transversale gerundete Deckblätter, die in ihren Achseln die Einzelblüten tragen; diese haben je 2 Paar gekreuzte Schuppen, deren erstes median gestellt ist; die Schuppen sind fast gleich lang, gerundet, fleischig lederig, breit aufsitzend. Die einzelne endständige, flaschenförmige Samenanlage der Blüte ist in der Jugend ganz

von den Schuppen eingehüllt; an ihrem Grunde findet sich ein kurzer dicker Diskus, der bald zu einer Cupula heranwächst und länger als die Samenanlage wird (Fig. 115).

Der Aufbau des ♀ Sprößchens von *Austrotaxus* ist noch nicht völlig geklärt; nach

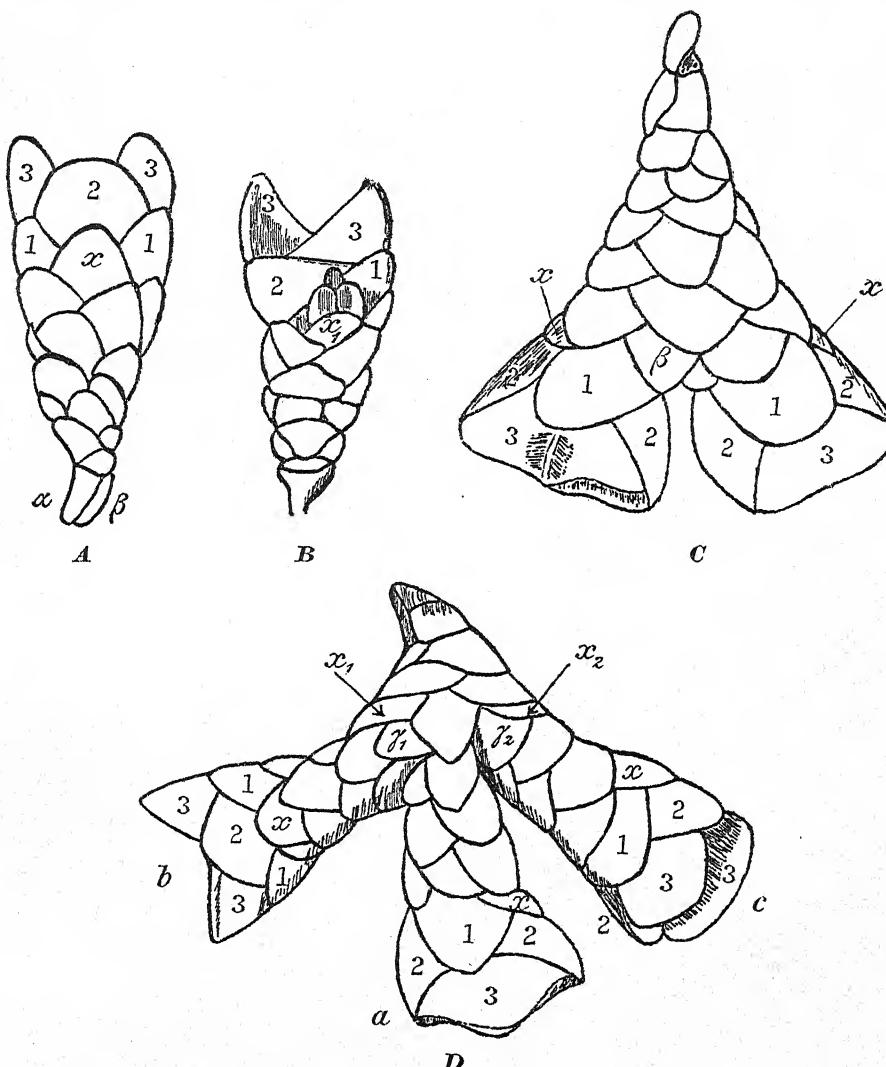


Fig. 114. *A* Weibliches Blütensprößchen von *Taxus*. Die Figur zeigt das Tragblatt  $x$  der Blüte und ihre 3 Schuppenpaare  $\alpha, \beta$  das erste transversale Schuppenpaar an der Basis des Sprößchens. Hier wie in den folgenden Einzelfiguren ist der junge Same mit dem Arillus entfernt. *B* Sprößchen mit deutlich entwickelter Knospe in der Achsel der Schuppe  $x_1$ , die auf  $x$  nach unten zu folgt. *C* Zweiblätziges Sprößchen;  $x$  Tragblätter der Blüten;  $\beta$  Fortsetzungsschuppe am Hauptsprößchen über  $x$  hinaus. *D* Sprößchen mit Seitensprößchen aus den unteren Schuppen  $x_1$  und  $x_2$ ;  $\gamma_1$  und  $\gamma_2$  stehen transversal zu  $x_1$  und  $x_2$ , ebenso je eine Schuppe auf der abgewandten Seite. (Nach Pilger, in Engl., Jahrbuch XLII.)

der Beschreibung soll eine einzelne Samenanlage an dem mit kleinen Schuppenblättern bedeckten Sprößchen terminal sein.

Der Nucellus der Samenanlage ist zuerst vom Integument frei, dann aber wird durch interkalares, an der Basis beginnendes Wachstum der freie Teil des Nucellus verhältnismäßig immer kleiner, bis er am reifen Samen nur zirka  $\frac{1}{20}$  des ganzen Samens einnimmt.

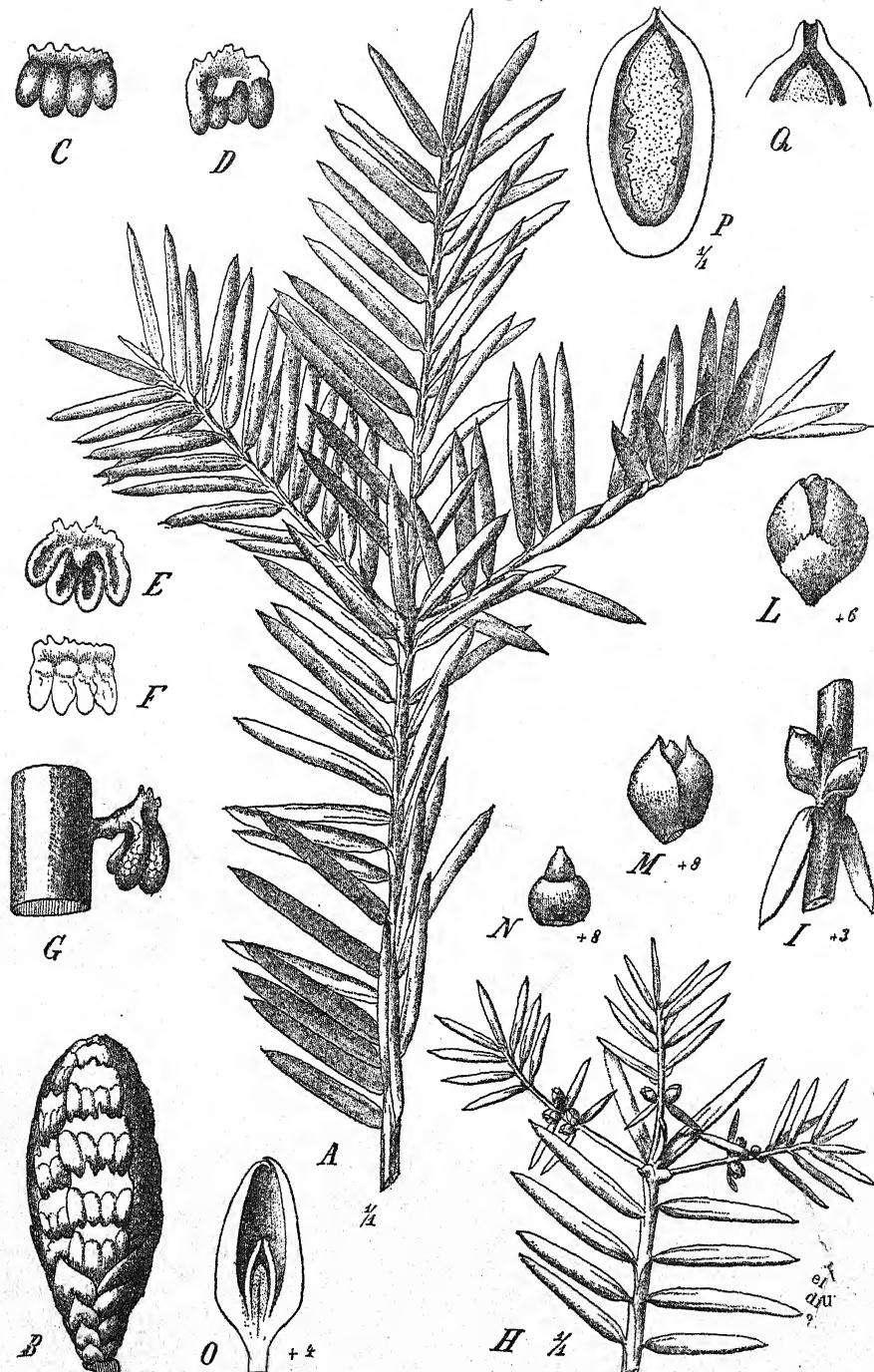


Fig. 115. *Torreya nucifera* (L.) Sieb. et Zucc. *A* Blattzweig. *B* Jüngere ♂ Blüte, vergr. *C, D* Anthere. *E, F* Dieselbe nach dem Ausstüben. *G* Teil der Achse der ♂ Blüte mit einem Stam. *H* ♀ Zweig mit den Blütenpaaren. *I* ein ♀ Blütenpaar mit dem rudimentären Achsenfortsatz. *L* ♀ Blüte mit dem Deckblatt, von der Seite des Deckblattes aus gesehen. *M* ♀ Blüte nach Entfernung des Deckblattes und des äußeren Schuppenpaars; die Mikropyle sichtbar. *N* Samenanlage mit der entstehenden Cupula. *O* Samenanlage weiter entwickelt, von der Cupula überragt, im Längsschnitt. *P* Same im Längsschnitt. *Q* Dessen Spitze vergrößert. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. 106.)

**Bestäubung, Befruchtung, Embryoentwicklung.** Das Ausstäuben erfolgt bei *Taxus baccata* subsp. *eubaccata* in Europa im ersten Frühjahr, für subsp. *canadensis* gibt Dupper für *Pennsylvania* Ende April an.

Die Bestäubung geschieht durch Vermittlung des Bestäubungstropfens, eines kleinen Flüssigkeitstropfens (bis ca. 1 mm im Durchmesser), der aus der Mündung der Mikropyle hervortritt und die vom Winde herangewehten Pollenkörner auffängt\*). Nachdem schon Vaucher 1841 auf diesen Tropfen aufmerksam gemacht hatte, berichteten Strasburger und Delpino ausführlicher über den Modus der Bestäubung. Danach werden die Pollenkörner, die an dem Tröpfchen haften, durch Verdunstung desselben in die Mikropyle hineingezogen und gelangen so auf die Spitze des freiliegenden Nucellus. Nach Schumann, der über die Bestäubung bei *Taxus* zahlreiche Beobachtungen gemacht hat, verläuft der Vorgang anders. Der Flüssigkeitstropfen, der an der Spitze des hängenden Ovulums schwelt, erhält sich bei gleichbleibender Temperatur recht lange, da das ihm durch Verdunstung entzogene Wasser durch sezernierende Zellen der Mikropylemündung ersetzt wird. Erst nach etwa 10 Tagen beginnt er kleiner zu werden und verschwindet dann allmählich. Sonst kann er leicht durch Stoß oder durch Windbewegung abgeschüttelt werden und wird dann nicht wieder erneuert. Er kann nur deswegen an der Spitze der Mikropyle schwelen, weil die Zone unterhalb seines Aufhängungsortes unbenetzbar ist. Die Pollenkörner sind leicht benetzbar; sind sie an den Tropfen herangeflogen, so steigen sie in ihm sofort in die Höhe. Der Raum unterhalb des Tröpfchens bis zum Nucellus ist mit Luft erfüllt, die durch das Tröpfchen abgesperrt ist. Eine eintretende Temperaturdifferenz muß sich durch Ausdehnung oder Zusammenziehung dieser Luftmenge bemerkbar machen. Bei Abkühlung, wie sie in den Frühlingsnächten stattfindet, wird durch den äußeren Luftdruck das Tröpfchen in die durch die Mikropyle gebildete Capillare hineingepreßt; die Flüssigkeit verliert bei der breiteren Ausdehnung der Mikropyle ihre Tropfengestalt und verbreitet sich an der Wand; auf diese Weise gelangen die Pollenkörner auf den Nucellus.

Tison kritisiert in mehreren wesentlichen Punkten die Darstellung Schumanns. Zunächst bilden sich (wie auch Fujii berichtet) die Tropfen mehrmals wieder aufs neue, wenn sie abgeschüttelt worden sind; sie ergänzen sich in ungefähr 10 Stunden. Ferner kann nach Tison die Abscheidung des Tröpfchens nicht durch Zellen aus der Umgebung der Mikropyle erfolgen, da, während er schwelt, diese Zellen mit einer Cuticula bedeckt und ganz normal sind; die Flüssigkeit wird vielmehr vom Nucellus-Gipfel ausgeschieden, sie muß also den Mikropylekanal erfüllen, ehe sie sich draußen abrundet. Kommen Pollenkörner in den Bestäubungstropfen, so verhalten sie sich ebenso, wie es schon Sachs für das Verhalten von Pollenkörnern der Coniferen in Wasser beschrieben hat. Die Intine quillt an, die Exine wird gesprengt, und schließlich tritt das Pollenkorn mit Intine durch den Spalt der Exine aus, die ganz abgeworfen wird. Das Pollenkorn erreicht durch die Quellung das Doppelte seiner früheren Größe. Das Abwerfen der Exine geschieht in ganz kurzer Zeit, dann sinkt das Pollenkorn durch seine Schwere im Tröpfchen unter. (Das gilt für viele Coniferen). Steht nun die Samenanlage aufrecht und richtet die Mikropyle nach oben, so können die Pollenkörner beim Herabsinken bis auf den Nucellus gelangen. Hängt die Samenanlage, so müssen sich die Pollenkörner in der unteren Partie des Tröpfchens sammeln und können nur durch das normale Verschwinden des Tröpfchens zum Nucellus gelangen. Die Befruchtung kann also in diesem Falle leicht verhindert werden, wenn die Tropfen etwa durch den Wind abgeschüttelt werden. Die Ausbildung eines Bestäubungstropfens ist für eine große Zahl von Coniferen nachgewiesen worden.

Bei *Taxus* erfolgt die weitere Entwicklung bis zur Fruchtreife in einer Vegetationsperiode. Bei *Torreya* erstreckt sich die Entwicklung vom Erscheinen der ♀ Blüte bis zum Abfall des Samens über 2 Jahre. Nach Oliver kann man in den Winterknospen schon Nucellus und Integument unterscheiden. Im Mai entwickelt sich letzteres beträchtlich über den ersten hinaus. Ende des Monats kommen beide aus den umgebenden Schuppen hervor. Anfang Juli erfolgt die Bestäubung. Nun wächst der

\* Vgl.: K. Schumann, Über die weiblichen Blüten der Coniferen, in Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg XLIV (1902), im Abschnitt über die Pollinisation der Eibe. — K. Fujii, Über die Bestäubungstropfen der Gymnospermen, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. XXI (1903) 211. — A. Tison, Remarques sur les gouttelettes collectrices des ovules des Conifères, in Mém. Soc. Linn. Normandie XXIV (1911) 51—66, T. 3—4. —

Arillus rasch heran und erreicht die Mikropyle Ende Juli. Die Pollenschläuche erreichen den Embryosack Anfang September. Ähnlich berichtet Robertson, daß bei *T. californica* der Embryosack Ende Juni gebildet wird, während sich im Juli das Prothallium entwickelt, Anfang August die Archegonien erscheinen und die Befruchtung im September stattfindet, drei Monate nach der Bestäubung. Vor der Winterruhe wird noch der Proembryo gebildet. Dann schreitet im nächsten Frühjahr die Entwicklung des Samens fort. Am auffallendsten ist im Juli die starke Ausbildung und Streckung der Samenbasis. Es folgt dann die Differenzierung der harten Schicht der Schale. Im Herbst fällt der Same ab.

Inbetreff des ♂ Gametophyten\*) ist bemerkenswert, daß im Gegensatz zu den Podocarpaceen keine Prothalliumzellen (vegetative Zellen) gebildet werden. Die erste Teilung des Pollenkernes, die bei *Torreya* vor dem Ausstäuben, bei *Taxus* nach dem Ausstäuben stattfindet, liefert die Schlauchzelle und die generative Zelle. Die Pollenkörner werden auf der Spitze des Nucellus gesammelt, der bei *Taxus* in seinen äußersten Zellen desorganisiert und uneben wird, ohne daß eine eigentliche Pollenkammer gebildet wird. Die generative Zelle teilt sich in Körperzelle und Stielzelle, erstere geht, gefolgt vom Stielzellenkern in den austreibenden Pollenschlauch. Die Teilung der Körperzelle in die beiden ungleich großen ♂ Zellen erfolgt erst kurz vor der Befruchtung. Die Umgrenzung der ♂ Zellen ist nicht deutlich, man erkennt die Tendenz zur Bildung von ♂ Kernen an Stelle von Zellen.

Die Membran des Embryosackes ist nur in früheren Stadien deutlich, später wird sie unkenntlich; nach Thomson ist hierin ein stark fortgeschrittener Charakter zu sehen. Die Wandbildung im Embryosack beginnt beim Stadium von 256 Kernen. Die Archegonien, die nur in geringer Zahl vorhanden sind (für *Torreya taxifolia* werden 1–2 angegeben, für *T. californica* 2–4), gehen aus Zellen der äußersten Schicht des Prothalliums hervor. Zunächst teilt sich die Initialzelle in eine Halszelle und die Zentralzelle, die das Ei darstellt. Eine Bauchkanalzelle wird nicht abgetrennt, meist ist auch ein Kern nicht nachweisbar, doch wird er für einzelne Arten angegeben. Die Halszelle teilt sich noch ein- bis mehrmals, die Zellen degenerieren später. Ausnahmsweise kommt es bei *Taxus* zur Entwicklung von 2 Embryosäcken, von denen aber schließlich nur einer einen Embryo bildet.

Die Befruchtung findet durch den größeren ♂ Kern statt, der kleinere ♂ Kern, der Kern des Pollenschlauches und der Stielkern, die auch in das Ei eindringen, bleiben in dessen oberem Teil liegen und degenerieren. Der Fusionskern teilt sich; bei *Torreya* tritt schon Wandbildung bei 4 freien Kernen ein, bei *Taxus* bei 16 freien Kernen. Der Proembryo füllt dann das Ei ganz aus. In ihm sind drei Zell-Lagen zu unterscheiden, deren unterste nur aus einer Zelle besteht. Die oberen bilden den Suspensor aus, die Terminalzelle teilt sich rasch und gibt dem Embryo die Entstehung.

**Frucht und Same.** Die die Samenanlage umgebenden Schuppen werden bei *Taxus* zur Fruchtzeit nicht wesentlich vergrößert. Der heranwachsende Arillus umgibt schließlich, wie schon erwähnt, den Samen vollständig. Er hat die Form eines breit geöffneten Bechers, der nur im unteren Teil dem Samen angewachsen ist; das Gewebe des Arillus ist schleimig, süßlich. Er entwickelt sich bei der Reife des Samens in kurzer Zeit zur vollen Größe, bleibt aber auch öfters unausgebildet und umgibt den Samen nur ungefähr bis zur Hälfte als lederige Haut. Die gewöhnliche Form des Samens ist die eines breiten halben Ellipsoids, wobei der Same deutlich zusammengedrückt und zweikantig ist. Seine Schale besteht aus einer äußeren, dünnen, hautartigen Schicht, einer dickeren, holzigen Schicht und einer papierartig dünnen inneren Schicht. Diese letztere ist am oberen Ende von der Steinschicht frei und bedeckt den Nucellus, ohne mit ihm vereint zu sein. Die Bildung von Kanten ist eine Eigentümlichkeit der Gattung, die durch äußere Beeinflussung nicht zu erklären ist; sie war auch ein Argument für die Theorie, nach der die Coniferen einen aus zwei Carpellen zusammengesetzten Fruchtknoten besitzen sollen. Nun ist aber bei *Taxus* die zweikantige Form des Samens wohl die normale, sehr häufig sind aber auch drei- und vierkantige Samen vorhanden. Gewöhnlich ist der Same im oberen Teil dreikantig bei der Gartenform *Taxus tardiva*. Der Same enthält reichliches öhlhaltiges Nährgewebe, der Embryo ist groß, gerade, zylindrisch, mit dem Wurzelende nach der Mikropyle.

\*) Allgemeines über die Embryologie der Coniferen ist im betr. Abschnitt bei den Pinaceae einzusehen.

gerichtet; er hat 2 Kotyledonen. Die Keimung erfolgt gewöhnlich im zweiten Jahre nach der Reife.

Bei *Torreya* wächst nur eine Samenanlage jedes Blütenpaars zu dem mächtigen Samen heran, der bei einer Art bis 5 cm lang wird; er ist am Grunde von den vier ausgebreiteten Schuppen umgeben. Der Arillus ist am Samen bis fast zur Spitze mit dem Integument verwachsen, aber noch über die Mikropyle zu einem kurzen zylindrischen Kanal verlängert; er ist dick, fleischig, harzreich. Das Integument ist aus einer äußeren schwach holzigen Schicht und einer inneren dünnen Schicht gebildet, die nach oben zu von der Steinschicht frei wird. Das Nährgewebe ist ölfrech; das Öl ist in feinen Tröpfchen in den Zellen verteilt; außerdem findet sich aber noch Stärke in sehr kleinen Körnchen. Der Embryo ist sehr klein; er liegt in der Nähe der Mikropyle, ist keulenförmig, mit nur schwach angedeuteten Keimblättern und einem ziemlich kurzen Suspensorfaden. Die Kotyledonen bleiben bei der Keimung mit ihrem oberen Teil im Samen eingeschlossen, während schon ein mehrere Zentimeter langes Epikotyl entwickelt ist; sie sind dann ± miteinander verwachsen, oft verschieden lang und häufig etwas gelappt. Ein auffallender Charakter des Samens ist die tiefe unregelmäßige Zerklüftung des Endosperms. Während im allgemeinen bei den Gymnospermen das Perisperm dem sich ausbreitenden Endosperm keinen Widerstand entgegensezett und obliteriert, bleibt bei *Torreya* das Perisperm aktiver und wird so von dem vordringenden Endosperm unregelmäßig erodiert. Es hat den Anschein, als ob das Perisperm zackig in das Endosperm vorspringt, doch ist in der Tat das letztere der angreifende Teil. Die tiefste Furchung des Endosperms zeigt sich auf 2 gegenüberliegenden Stellen auf dem Querschnitt nach dem Zentrum zu und zwar gegenüber den beiden Gefäßbündeln des Integumentes. Der eigenartige Gefäßbündelverlauf im Samen von *Torreya* ist von Oliver studiert worden. Nach Entfernung des Arillus sieht man nicht weit von der Spitze des Samens an der Holzschale zwei sich gegenüberliegende Durchbohrungen derselben, durch die Gefäßbündel hindurchgehen. In die Basis der Samenanlage treten zwei Bündel ein, die an der Außenseite des Integumentes bis zur betreffenden Stelle verlaufen. Hier teilen sich die Bündel, der äußere Ast ist kurz und bleibt außerhalb des Integumentes, der innere biegt scharf nach innen, durchdringt das Integument und gabelt sich. So vereinigen sich dann die von den beiden gegenüberliegenden Bündeln der Samenanlage ausgehenden Zweige zu einem Ringe, der den Nucellus in der Höhe umzieht, wo die Verwachsung von Integument und Nucellus aufhört. Dieser Ring ist in späteren Stadien der Samenanlage nicht mehr zu erkennen, da Tracheiden hier nicht deutlich zur Ausbildung kommen und der Ring dann in dem »Hypoderm« des Nucellus verläuft, das für den Samen von *Torreya* charakteristisch ist. Es besteht aus einer mehrzelligen Schicht von dickwandigen, ölfreien Zellen, die das Endosperm zuletzt geschlossen umgibt, vom oberen Teil ausgehend. Oliver sieht in dem Bündelverlauf des Samens von *Torreya* einen Rest alter Struktur, wie wir sie bei Pteridospermensamen oder Cycadeensamen sonst finden. Die Stränge, die um die Basis des freien Teiles des Nucellus herumlaufen, entsprechen nach ihm der Tracheidenplatte am Grunde des Nucellus primitiver Samenanlagen, der ganze untere Teil der Samenanlage, der sich sehr rasch entwickelt, ist im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung eingeschoben worden. Die kleinen Spitzen, mit denen sich die beiden Bündel noch über die Durchbohrung der Holzschale außen fortsetzen, entsprechen dann den Integumentbündeln alter Samen. Auch der Same von *Taxus* wird durch Birbal Sahni mit dem von *Torreya* und alten Samen in Verbindung gebracht. Nach Entfernung des Arillus bildet die Basis des Samens eine elliptische Platte, die aus mehreren Lagen palissadenähnlicher, einfach getüpfelter Zellen besteht und zwei kleine Durchbohrungen zeigt, durch die die beiden Gefäßbündel in den Samen eintreten. Diese Bündel verlaufen innerhalb der Holzschicht der Schale, der sie sich im weiteren Verlauf nach der Mikropyle zu annähern, um sich schließlich an sie anzulegen. Bemerkenswert ist, daß beide Bündel kurz nach dem Eintritt in den Samen eine schwach knieförmige Biegung machen und hier verdickt sind; Sahni nimmt an, daß das innere Gefäßbündel-System (wie es z. B. bei den Cycadeen vorkommt, vgl. dort) bei *Taxus* erloschen ist, daß aber noch die Stelle markiert ist, wo es sich einstmals abzweigte. Diese Anschauung wird gestützt durch den Vergleich mit *Austrotaxus*; hier ist ein deutliches inneres Gefäßbündel-System vorhanden, das von den Hauptbündeln sich an den Stellen abzweigt, die der Verdickung und Biegung bei *Taxus* entsprechen. Im Gegensatz zu *Torreya* verlaufen also die Bündel von *Taxus* innerhalb der Steinschicht.

S a h n i sucht nun den Samentypus von *Taxus* in Konstruktionen, auf die im einzelnen einzugehen, hier zu weit führen würde, auf den des fossilen *Cardiocarpus*-Samens zurückzuführen, von dem anderseits auch der *Torreya*-Same ausgeht. Dann kann natürlich die Steinschicht bei *Taxus* nicht der der anderen Samen entsprechen, sondern nur einem Teil der äußeren fleischigen Schicht ancestraler Samen.

**Geographische Verbreitung.** Mit Ausnahme von *Austrotaxus*, deren einzige Art in Neukaledonien vorkommt, gehören die Taxaceen der nördlichen Hemisphäre an. Von den 5 bekannten Arten von *Torreya* kommen 3 im östlichen Asien, in Japan und China vor, während die beiden anderen eine beschränkte Verbreitung im südlichen Nordamerika, in Kalifornien und Florida, haben. Ein sehr ausgedehntes Areal hat *Taxus baccata* mit ihren verschiedenen Unterarten; die Art ist in Europa, Nordafrika, Asien, Nord- und Zentralamerika weit verbreitet und geht in subtropische und tropische Gebiete über; inbetreff der Verbreitung der einzelnen Unterarten ist bei *Taxus* zu vergleichen.

Über **Verwandtschaftliche Beziehungen** siehe in der allgemeinen Einleitung zu den Coniferen. Durch ihre einzelnen terminalen (axilen) Samenanlagen und durch die schildförmigen Stam. sind *Taxus* und *Torreya* erheblich von den anderen Coniferen unterschieden. Die verschiedenen Versuche, die Blütenstruktur der *T.* mit der der übrigen Coniferen-Typen in Einklang zu bringen, sind in der Einleitung zu den Coniferen beschrieben worden.

#### Einteilung der Familie.

A. ♂ Blüten einzeln in den Blattachseln.

- a. ♀ Blüten paarweise in der Achsel eines Laubblattes (oder Schuppenblattes am Zweiggrunde), gemeinsamer Stiel mit 2 Brakteen; jede Blüte mit Schuppenblattpaaren . . . . . 2. *Torreya*.
- b. Eine Blüte des Paares gewöhnlich nicht entwickelt, gemeinsamer Stiel mit einer größeren Zahl spiralig gestellter Schuppenblätter; jede Blüte mit 3 Schuppenblattpaaren; Blütenzweiglein in der Achsel von Laubblättern . . . . . 1. *Taxus*.
- B. ♂ Blüten in Ähren in den Blattachseln . . . . . 3. *Austrotaxus*.

1. *Taxus* L. Gen. ed. I (1737) 312 Nr. 765, ed. V (1754) 462 Nr. 1006; Spec. Pl. (1753) 1040; L. C. et A. Richard, Comment. Bot. Conif. (1826) 131; Ascherson und Graebn, Syn. Mittleur. Fl. I (1897) 182, 2. Aufl. I (1912) 272; Pilger in Engler, Pflanzenreich IV 5 (1908) 110 (*Verataxus* Senilis, Pinac. [1866] 168). — Über ♂ und ♀ Blüten vgl. unter »Blütenverhältnisse«. — Sträucher oder kleinere Bäume mit dunkler Belaubung; Blätter linealisch, spiralig gestellt, aber meist zweiseitig ausgebreitet. *Taxus* ist ein altlateinischer Name zweifelhaften Ursprungs, der sich auch damals auf unsere Pflanze bezog.

1 Art, *Taxus baccata* L., mit 7 Unterarten, die auch als Arten unterschieden werden; die Unterarten sind geographisch gut begrenzt und schließen einander in ihrem Areal aus, doch sind sie zu wenig und zu unsicher geschieden, um als eigene Arten gelten zu können.

Unterart 1. *eubaccata* Pilger (1916) (Eibe, *Taxus baccata* L. et aut. s. str.; *T. communis* Sehnis; Aschers. Graebn. I. c. 275 als Unterart von *T. baccata*). Spezielle Literatur: Schröter und Kirchner, in Kirchner, Loew und Schröter, Lebensgesch. d. Blütenpfl. Mittleur. I. 1 (1908) 60—78. — H. Conwentz, Die Eibe in Westpreußen, ein aussterbender Waldbaum, in Abh. Landesk. Prov. Westpreußen, Heft III (1892). — F. Jaenische, Die Eibe (*Taxus baccata* L.), 33.—86. Ber. über d. Tätigkeit des Offenbacher Ver. f. Naturk. (1895) 1—24; 37.—42. Ber. (1901) 31—85. — J. Lowe, The Yew-trees of Great Britain and Ireland. London 1897. — P. Korschelt, Über die Eibe und deutsche Eibenstandorte, in Jahresber. Realgymn. Zittau (1897) 1—30. — Pilger, in Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. 25 (1916) 2—14. — Die Eibe ist von großer Mannigfaltigkeit der Gestaltung, entweder strauchartig, ja sogar ausgebreitet niedrigliegend, oder baumförmig mit durchgehendem Stamm, der meist tief herab verästet ist. Alte Eiben besitzen meist einen Scheinstamm, der aus mehreren Stämmen zusammengesetzt ist; um den Hauptstamm kann ein ganzer Kranz von jungen Stämmen sich entwickeln, die miteinander verwachsen. Der Dickenzuwachs des Stammes ist gering, die Eibe gehört zu den sehr langsam wachsenden Baumarten. Willkomm nimmt als mittleren jährlichen Zuwachs 2,5 mm an, andere Autoren geben noch wesentlich geringere Zahlen. Über besonders starke und hohe alte Eiben-Exemplare existieren zahlreiche Berichte; so erwähnt Lowe als höchste bekannte Eibe in England einen Baum in Harlington bei Hounslow mit 17,4 m, Conwentz gibt für Westpreußen die Maximalhöhe mit 18,1 m an, Schröter und Kirchner berichten von einem Schweizer Exemplar bei Burgdorf im Kanton Bern von 15 m Höhe.

Sehr bemerkenswert ist bei der Eibe die ungewöhnlich starke Knospenbildung und Aus-

schlagfähigkeit. Überall an Stamm und Zweigen können aus schlafenden Augen neue Zweige erzeugt werden, die die Dichtigkeit des Wuchses erhöhen und die Eibe buschartig erscheinen lassen. Diese Fähigkeit hat es auch ermöglicht, *Taxus* zum Spielzeug gärtnerischer Laune zu machen, da die Pflanze beliebig verschnitten und in allerhand willkürliche Formen gemodelt werden kann. Die Rinde der Zweige ist rotbraun, blätterig, später wird eine graubraune Borke erzeugt, die sich in größeren Schuppen oder kleinen Platten ablöst. Die immergrünen Nadelblätter, die durchschnittlich 8 Jahre alt werden, sind linealisch, flach, dicklich, oberseits dunkelgrün, etwas glänzend, kurz gespitzt, am Grunde kurz in einen kurzen Stiel verschmäler, lang am Zweig herablaufend, bis 3 cm lang, 2–2,5 mm breit, unterseits neben dem Nerven gelbgrün gestreift; der Nerv tritt oberseits breit schwach hervor. Die Blätter stehen spiraling am Zweig, und zwar gewöhnlich nach  $\frac{5}{13}$ -Stellung. Sind die Zweige ± horizontal gerichtet, so sind die Nadeln durch Drehung ihres Stieles ± zweiseitig in einer Ebene ausgebreitet; an den ± aufrechten Zweigen stehen die Nadeln nach allen Seiten hin gleichmäßig ab; an geneigten Zweigen sind allerhand Übergänge vorhanden. Dieser Unterschied in der Blattrichtung ergibt besonders den charakteristischen Habitus der *fastigiata*-Formen, an deren aufrechten Zweigen die Nadeln nach allen Seiten stehen. Die Blattknospen sind klein, eiförmig, mit kleinen gerundeten Schuppen, die am Grunde des Zweiges sitzen bleiben. Der Übergang von den Schuppen zu den Nadeln geschieht plötzlich.

Die Eibe ist verbreitet über das nördliche und mittlere Europa sowie im Mittelmeergebiet. Sie kommt vor in ganz Mitteleuropa, in Frankreich, auf den Britischen Inseln, in Dänemark, im südlichen Norwegen bis  $61\frac{1}{2}^{\circ}$ , in Schweden bis  $61^{\circ}$ . Von den Alands-Inseln verläuft die Grenzlinie durch den westlichsten Teil von Estland und Livland steil nach Süden. *Taxus* gehört zu den Gewächsen, wie *Fagus* usw., die in ihrer Verbreitung nach N. bzw. NO. durch die Winterkälte beschränkt werden (Conwentz). Wir finden sie dann in der Krim, im Kaukasus, in den unteren Donauländern und in den Gebirgen des Mittelmeergebietes. Außerhalb Europas kommt sie in Kleinasien und Nord-Syrien sowie in Algier vor. Speziell in Deutschland ist sie in Schleswig-Holstein ausgestorben, in Mecklenburg nur noch in einigen Exemplaren vorhanden. Auch in der Provinz Brandenburg kommt sie spontan nicht mehr vor. Dagegen ist sie in Schlesien an zahlreichen Stellen wild, ferner besonders im Harz, im Wesergebirge und im Bayrischen Wald. Ebenso ist die Eibe noch reichlich vertreten in Ostpreußen und in dem von Conwentz speziell untersuchten Westpreußen. Die Höhengrenzen der Eibe sind (nach Schröter und Kirchner) in den Bayrischen Alpen 1144 m, in der Schweiz 1400 m, in den Karpathen 1623 m, in den südspanischen Gebirgen 1948 m.

Die Eibe liebt einen frischen und feuchten Boden, sie scheut auch einen sumpfigen und sogar moorigen Untergrund nicht. In Mitteleuropa kommt sie auf verschiedensten Gebirgsformationen vor, besonders aber liebt sie kalkhaltigen Untergrund. Sie ist kein Waldbaum erster Klasse und bildet überall nur Nebenbestand, indem sie im Unterholz einzeln oder in größeren Gruppen auftritt. So sagt Conwentz für Westpreußen: Sie lebt in größter Einsamkeit unter dem 'schützenden Dach waldbildender Bäume, an deren Stamm sie sich oft anlehnt. Die Eibe ist sowohl in ihrer Verbreitung, wie auch in dem Reichtum ihres Bestandes allmählich bedeutend zurückgegangen. Die reichsten Eibenhorste in Deutschland sind nach Conwentz der des Ziesbusch (Cis = Eibe) in Westpreußen im Kreise Schwetz bei Lindenbusch, der dem Waldgebiete der Tucheler Heide angehört (5533 Eiben auf 18,5 ha), dann der erst neuerdings untersuchte im Braendtwald bei Paterzell unweit Weilheim in Oberbayern (2692 Eiben auf 32 ha).

Reste alter Eibenbestände sind in Deutschland mehrfach aufgefunden worden, so im Stellinger Moos bei Hannover, wo unter 1 m mächtigem Sphagnumtorf neben Resten anderer Bäume ein Eibenhorst von mehreren hundert Stämmen entdeckt wurde, ferner in der Tucheler Heide im Reg.-Bez. Marienwerder und neuerdings auch in Schleswig-Holstein (vgl. Conwentz in Ber. D. Bot. Ges. XXXIX [1922] 384).

Wie schon erwähnt, ist die Eibe im freien Zustande dauerndem Rückgang verfallen. Größere Bestände als jetzt waren früher vielfach vorhanden, wie es z. B. für Westpreußen Conwentz ausführlich beschreibt. Auf die frühere weitere Verbreitung weisen historische Nachrichten hin (Caesar in De Bello Gallico 6, 31), ferner die zahlreichen von der Eibe abgeleiteten Ortsnamen in Gegenden, wo sie jetzt nicht mehr wild vorkommt. In Polen war *Taxus* schon im 14. Jahrhundert selten geworden, in Galizien stirbt sie ebenfalls rasch aus. In der Mark, wo sie jetzt nicht mehr spontan ist, kam sie (nach Böllé) noch im 17. Jahrhundert unweit Friesack vor, und noch im 18. Jahrhundert in den Oranienburger und Degtower Forsten. Schuld an diesem Rückgang sind verschiedene Umstände. So wurde zur Gewinnung des vortrefflichen Bogenholzes, das die Eibe lieferte, im Mittelalter mit dem Baum eine starke Raubwirtschaft getrieben (Angaben darüber bei Jannicke usw.). Dann ist für die Eibe der Kahlschlag ungünstig, den die Forstwirtschaft heute im Gegensatz zur Plänterwirtschaft, bei der nur einzelne größere Bäume herausgeschlagen werden, bevorzugt. Der Eibe wird der Schatten genommen; an den Schutz höherer Bäume gewöhnt, kann sie die plötzliche Freistellung nicht vertragen. Auch wird sie dann, wegen ihres langsamem Wuchses zu unenergisch, nicht wieder im größeren Maßstabe angepflanzt. Conwentz meint auch, daß die Eibe eine »alternde Baumart« ist, die allmählich ausstirbt und so das Schicksal vieler anderer Formen in der Erdgeschichte teilt, die nach der Höhezeit ihrer Lebenskraft und

Verbreitung langsam dahinsiechen und anderen Formen Platz machen. Daran kann man für die Eibe schwer glauben, wenn man ihre große Variabilität und Ausschlagsfähigkeit ins Auge faßt. Die Verbreitungsmöglichkeit der Eibe ist auch nicht ungünstig. Der rote süßliche Samenmantel wird von größeren Vögeln (Drosseln, Amseln) mit dem Samen verschlungen; dieser geht unverdaut in keimfähigem Zustande mit dem Kot wieder ab. Die Keimfähigkeit solcher Samen wurde von Kerner experimentell festgestellt.

Zahlreich sind die Beziehungen, die seit den ältesten Zeiten den Eibenbaum mit der Sage und der Geschichte der Völker Europas verknüpfen. Schon im Altertum wird der Baum als *Smilax* oder *Taxos* bei Theophrast und Galenus erwähnt. Von den giftigen Eigenschaften des Baumes waren übertriebene Vorstellungen verbreitet; so sollte schon der Aufenthalt in seinem Schatten dem Ruhenden Gefahr bringen. Der ernste Eindruck, den die Eibe mit ihrem düsteren Laub hervorruft, ließ sie die Alten mit dem Gedanken an Tod und Unterwelt in Verbindung bringen. »Das klassische Altertum hielt dementsprechend die *Taxus* für einen der Götter des Hades geweihten Baum und die Zweige galten als Symbole der Trauer. Hiermit im Einklang steht die Beurteilung des Baumes im alten Germanien, da nach der Edda der Markt der Götterstadt Asgard mit Eibern bepflanzt gewesen ist, demnächst auch die seit alter Zeit und besonders in England übliche häufige Anpflanzung der Eibe auf Kirchhöfen, endlich die heute noch übliche Verwendung des Laubes zu Trauerkränzen« (Jaennicke). In heutigen Zeit ist auf den Gräberplätzen der Kirchhöfe die Anpflanzung der *forma fastigiata* von *Taxus* besonders verbreitet.

Auch in der Volksmedizin spielte *Taxus* eine Rolle, besonders im Mittelalter, ebenso wie ihre schützende Kraft gegen den Einfluß böser Geister, gegen Behexen und Zauberei berühmt war (vgl. bei Korschelt).

Seit alters war das unverwüstlich dauerhafte, zähe und elastische Holz des Stammes zur Herstellung von Waffen, besonders von Bogen, im Gebrauch. Schon mehrfach sind Überreste in den Pfahlbauten aus der Steinzeit angetroffen worden. Besonders im Mittelalter wurden Eibenbogen benutzt, worauf wohl auch das häufige Vorkommen von *Taxus* in der Nähe alter Burgen zurückzuführen ist. Um diese Zeit wurde viel Eibenholz aus Deutschland nach England und den Niederlanden ausgeführt. Über diesen Handel und den Raubbau, der mit den Eibenbeständen in Süddeutschland besonders im 15. und 16. Jahrhundert betrieben wurde, sind interessante Einzelheiten besonders bei Conwentz und Jaennicke nachzulesen. Noch jetzt ist wie früher das schöne Holz zu Drechsler- und Kunstschlernerbeiten, meist aber nur für kleinere Gegenstände, im Gebrauch.

Mit ihren zahlreichen Kulturformen ist die Eibe überall in Parks und Gärten verbreitet. Die starke Ausschlagsfähigkeit macht sie zum Verschneiden außerordentlich geeignet. Sie kann daher zu dichten Hecken verwandt und zu mannigfacher Gestalt gemodelt werden, wodurch sie in der Gartenkunst früherer Perioden eine große Rolle spielte. Manche der Kulturformen sind recht charakteristisch und leicht kenntlich (vgl. z. B. Veitch, Man. Conif. ed. 2. [1900], Aschers. Graebn. I. c. [1912] 275), hervorgehoben seien: f. *adpressa* (*Taxus tardiva* Aut.), mit sehr kurzen eirund-oblungen Blättern, ferner f. *fastigiata* (*T. hibernica*, Säulen-Eibe), eine kegelförmige oder säulenförmige Spielart von dichtem Wuchs mit aufrechten Zweigen, deren Nadeln nach allen Seiten gewandt sind. Die heutigen Exemplare stammen von einem Baum, der um 1780 in Irland gefunden wurde.

Unterart 2. *Wallichiana* (Zucc.) Pilger (*Taxus Wallichiana* Zucc.), im temperierten Himalaya bei 1600—3000 m, in Burma, in den Gebirgen von Celebes und der Philippinen. Oft hochwüchsige, Zweige locker beblättert, Blätter ± sichelförmig, nach oben zu langsam verschmälert, bis über 3 cm lang.

Unterart 3. *cuspidata* (Sieb. et Zucc.) Pilger (*Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc.), in Gebirgen Japans, auf Hondo von 1000—2000 m, auf Shikoku von 1400—2400 m. Kleiner Baum oder Strauch, Blätter am Ende plötzlich verschmälert, lederig, Same zusammengedrückt, kantig. Eine nördliche Varietät ist die var. *latifolia* von Yesso, Sachalin und der Mandschurei. In Zentralchina kommt die var. *chinensis* vor (*Taxus chinensis* Rehder).

Unterart 4. *brevifolia* Nutt. (*Taxus brevifolia* Nutt.), im westlichen Nordamerika. Kleiner Baum, Blätter oberseits dunkel gelblich-grün, schmal, linealisch, sehr abstehend, plötzlich verschmälert und scharf gespitzt, 1—2 cm lang.

Unterart 5. *canadensis* (Marsh.) Pilger (*Taxus canadensis* Marsh.), im atlantischen Nordamerika. Ausgebreitet strauchig, Zweige kurz, dicht beblättert, Blätter schmal, an der Spitze kurz gerundet, kurzspitzig, bis 2 cm lang, Same niedergedrückt. Endlich seien erwähnt die Unterarten *floridana* (Nutt.) Pilger, in West-Florida zerstreut, mit sehr schmal linealischen Blättern und *globosa* (Schlechtd.) Pilger in Mexiko, mit schmalen, 1,5—3 cm langen Blättern.

**Fossile Arten:** Die von Ludwig aus der Braunkohle der Wetterau beschriebenen Samen können das Vorhandensein der Gattung im Tertiär nicht beweisen. Das gilt auch von der Mehrzahl der als *Taxites* Brongn. beschriebenen Blattreste. Sie finden sich schon im Rhät von Schweden (*T. longifolius* Nath.) und Jura Englands (*T. brevifolius* Nath.). Häufig sind sie im Tertiär (Italien, Deutschland, Alaska). *Taxus grandis* (Steger) Kräusel aus dem Tertiär Oberschlesiens gehört auch nach dem Bau der Epidermis zu *T.* und steht *T. baccata* nahe. Im Quartär sind Samen und Holz der Eibe mehrfach gefunden worden, auch in Gegenden, wo sie heute fehlt.

Merkwürdig ist, daß sich das leicht kenntliche Holz im Tertiär noch nicht hat nachweisen lassen.

**Vesquia** C. E. Bertrand (Bull. soc. bot. France XXX [1883] 293). Samen länglich, quer elliptisch, mit einer Mikropyle an der Spitze, Schale holzig, gerippt.

*V. tournaisii* Bertr. aus der Unteren Kreide von Tournai, Frankreich, vereinigt im anatmischen Bau Züge von *Taxus* und *Torreya* (Kräuse I).

**2. *Torreya*** Arnott, in Ann. of Nat. Hist. I (1838) 130; Pilger, in Engl. Pflanzennr. IV. 5 (1903) 105 (*Tumion* Raf., Amen. of Nature [1840] 63 sec. Greene in Pittonia II [1891] 193; *Caryotaxus* Zucc. ex Endl., Syn. Conif. [1847] 240; *Foetataxus* Senilis, Pinac. [1866] 167). — Über ♂ und ♀ Blüten vgl. unter »Blütenverhältnisse«. — Sträucher oder Bäume; Zweige fast gegenständig; Blätter sehr starr, ± ausgeprägt stachelspitzig, dunkelgrün, zweisheetig ausgebreitet, unterseits mit zwei rötlich-braunen Streifen, in denen die Spaltöffnungen liegen. Name nach John Torrey (1796—1873), amerikanischem Botaniker, der als Professor der Medizinischen Schule und Leiter des Botanischen Gartens in New York wirkte.

5 Arten in Japan und China, sowie in Kalifornien und Florida. In Japan *T. nucifera* (L.) Sieb. et Zucc., Kaja der Japaner, auf Hondo bis 1000 m, auf Shikoku bis 1400 m, auf Kiushiu bis 1800 m; Strauch oder kleinerer Baum mit bis 2,5 cm langen Blättern, Same 3 cm lang, ellipsoidisch; in Deutschland ist die Art in geschützter Lage winterhart. — Nahe verwandt *T. grandis* Fortune in Südost- und Zentralchina mit mehr rundlichem Samen, ferner *T. Fargesii* Franch. in Zentralchina, mit gleichmäßig langsam verschmälerten Blättern und eiförmig-kugeligem, 1,5 cm langem Samen. — In Kalifornien verbreitet, aber nirgends häufig ist *T. californica* Torrey (*T. mystistica* Hook. f., California Nutmeg), baumförmig, 15—20 m, in seltenen Fällen bis 30 m hoch, die starren Blätter bis 6 cm lang, Same 3—5,5 cm lang, eiförmig oder oblong-eiförmig, grün, purpurfleckig. — In Florida *T. taxifolia* Arnott, kleiner Baum mit bis 3 cm langen Blättern, Same 2,5—3 cm lang. —

**Fossile Arten.** Beblätterte Zweige werden für die untere Kreide Grönlands angegeben (*T. Dicksoniana* Heer, *T. parvifolia* Heer), im Tertiär findet sich *T. borealis* Heer. Daß es sich hier um Taxaceen handelt, dürfte sicher sein, nicht aber, ob sie wirklich zu *Torreya* gehören. Der Nachweis hierfür dürfte sich nur in allen den Fällen erbringen lassen, wo der Bau der Spaltöffnungen und der Epidermis erkennbar ist, wie dies der Fall ist bei den von Engelhardt und Kinkelin zu *T. nucifera* gestellten Blättern aus dem Pliozän von Frankfurt a. M. Die gleiche Art ist hier auch durch Samen nachgewiesen, denen *T. miocenica* Kräusel aus dem Miozän von Schlesien sehr nahe steht. Das gilt auch von *Tumion carolinianum* Berry aus mittlerem Kreide von Karolina, Nordamerika (Kräuse I).

**3. *Austrotaxus*** Compton, in Journ. Linn. Soc. XLV (1922) 427, T. 26. — ♂ Blüten in kleinen Ähren in den Achseln von Blättern oder Schuppenblättern am Grunde von jungen Zweigen; Ähren mit 12—15 kleinen, breiten Brakteen; Blüten mit 1—5 schildförmigen Stämmen mit kurzem Filament; Sporangien 2—4, Pollen ungeflügelt. ♀ Zweiglein in derselben Stellung wie die ♂, dicht spiralförmig mit kleinen dachziegelig deckenden, angedrückten, breiten und dicken Schuppenblättern bedeckt; einzige Samenanlage terminal, aufrecht, 2-, selten 3 kantig, eiförmig oder ellipsoidisch; ein Integument, außen holzig, innen fleischig, mit 2 lippiger Mikropyle; ein fleischiger Arillus schließt den reifenden Samen völlig ein. — Großer Baum mit dichter, buschiger Krone; keine Harzgänge, Tracheiden ohne Spiralstreifen.

1 Art, *A. spicata* Compton im nördlichen Neukaledonien, in feuchten Wäldern bei 400—1000 m, Baum vom Habitus eines *Podocarpus* mit linealisch-lanzettlichen Blättern von 10—15 cm Länge, ♂ Ähre zirka 15 mm lang, Same 12—16 mm lang.

## Podocarpaceae

von

**R. Pilger.**

Mit 21 Figuren

*Podocarpaceae* F. W. Neger, Die Nadelhölzer, in Sammlung Göschens Nr. 355 (1907) 23 u. 31; W. T. Paxton in New Phytol. XII (1913) 253; Pilger in Engl. Bot. Jahrb. LIV (1916) 13.

**Wichtigste Literatur:** Vgl. Literaturangaben beim allgemeinen Abschnitt über Coniferen. *Taxaceo-Podocarpeae* Reichenb., Handb. des nat. Pflanzensyst. (1837) 166 emend. — Endlicher, Synopsis conif. (1847), Ordo III *Podocarpeae* 201—228. — Parlatore, *Coniferae Tribus II Taxinae* p. p. in DC. Prodr. XVI. 2 (1868). — Bentham, *Coniferae Tribus Taxae* p. p.

(*Phyllocladus*, *Dacrydium*, *Pherosphaera*) und *Podocarpeae* in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. III (1880) 422—423, 422—435. — Eichler, *Coniferae-Taxoideae-Podocarpeae* in E. P. 1. Aufl. II. 1. (1887) 103—107. — R. Pilger, *Taxaceae Subfamilia Podocarpoideae* in Engl. Pflanzenreich IV. 5 (1903); Die Taxaceen Papuasiens in Engl. Bot. Jahrb. LIV (1916) 207—211; Kritische Übersicht über die neuere Literatur betreffend die Familie der *Taxaceae* l. c. 1—43. — Coulter and Chamberlain, *Taxaceae* p. p. in Morphol. of Gymnosperms (1910) 313—352. — F. W. Foxworth, Philippine Gymnosperms, in Philipp. Journ. of Science VI (1911) 149 bis 176, T. 26—33. — E. Favre, Recherches sur la fleur femelle du *Podocarpus sinensis*, in Ann. sc. nat. 5. sér. III (1865) 879—882. — Th. Geyler, Einige Bemerkungen über *Phyllocladus*, in Abh. Senkenb. Naturf. Ges. XII (1880) 209—214. — A. Nobre, Recherches histologiques sur le *Podocarpus Mannii*, in Bol. Soc. Broter. VII (1889) 115—126. — P. H. van Tieghem, Structure et affinités des *Stachycarpus*, genre nouveau de la famille des Conifères, in Bull. Soc. Bot. France XXXVIII (1891) 162—176. — W. C. Coker, Notes on the gametophytes and embryo of *Podocarpus*, in Bot. Gaz. XXXIII (1902) 89—107, T. 10—12. — Francis E. Lloyd, Vivipary in *Podocarpus*, in Torreya II (1902) 118—117. — C. Bernard, Le bois centripète dans les feuilles de Conifères, in Beih. Bot. Centralbl. XVII (1904) 241—309. — W. Gothan, Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer, Berlin 1905. — Agnes Robertson, Some points in the morphology of *Phyllocladus alpinus* Hook., in Ann. of Bot. XX (1906) 259—265, T. 17—18. — E. C. Jeffrey and M. A. Chrysler, The microgametophyte of the *Podocarpineae*, in The Amer. Natur. XLI (1907) 355—364. — Mary S. Young, The male gametophyte of *Dacrydium*, in Bot. Gaz. XLIV (1907) 189—196, T. 19; The morphology of the *Podocarpineae*, l. c. L (1910) 81—100. — L. L. Burlingame, The staminate cone and male gametophyte of *Podocarpus*, in Bot. Gaz. XLVI (1908) 161—178, T. 8—9. — N. Johanna Kildahl, The morphology of *Phyllocladus alpinus*, in Bot. Gaz. XLVI (1908) 339—348, T. 20—22; Affinities of *Phyllocladus*, l. c. 464 bis 465. — C. O. Norén, Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothaea conspicua* Lindl., in Svensk. Bot. Tidskr. II (1908) 101—122, T. 7—9. — W. Stiles, The anatomy of *Saxegothaea conspicua* Lindl., in The New Phytol. VII (1908) 209—222; A note on the gametophytes of *Dacrydium* l. c. X (1911) 342; The *Podocarpeae*, in Ann. of Bot. XXVI (1912) 443—514, T. 46—48. — R. B. Thomson, Note on the pollen of *Microcachrys*, in Bot. Gaz. XLVI (1908) 465—466; On the pollen of *Microcachrys tetragona*, l. c. XLVII (1909) 26—29, T. 1—2; The megasporophyll of *Saxegothaea* and *Microcachrys* l. c. 345—354, T. 22—25. — A. Tison, Sur le *Saxe-Gothaea conspicua* Lindl., in Mém. Soc. Linn. Normand. XXIII (1909) 137—160, t. 9—10; Le nucelle stigmatifère et la pollinisation chez le *Saxe-Gothaea conspicua*, in Cptes. Rend. Ac. Sc. Paris CXLVII (1908) 137—139. — F. T. Brooks and W. Stiles, The structure of *Podocarpus spinulosus* (Smith) R. Br., in Ann. of Bot. XXIV (1910) 305—318, T. 21. — Lillian S. Gibbs, On the development of the female strobilus in *Podocarpus*, in Ann. of Bot. XXVI (1912) 515—571, t. 49—53. — Ethel R. Spratt, The formation and physiological significance of root nodules in the *Podocarpineae*, in Ann. of Bot. XXVI (1912) 801—814, T. 77—80. — E. W. Sinnott, The morphology of the reproductive structures in the *Podocarpineae*, in Ann. of Bot. XXVII (1913) 39—82, T. 5—9. — Hannah C. Aase, Vascular anatomy of the megasporophylls of Conifers, in Bot. Gaz. LX (1915) 277—313. — Birbal Sahni, On the structure and affinities of *Acmophyllum Pancheri* Pilger, in Phil. Trans. Roy. Soc. London ser. B, CCX (1920) 253—310, T. 9—11. — B. Kubart, Ein Beitrag zur systematischen Stellung von *Acmophyllum Pancheri* (Brongn. et Gris) Pilger, in Öst. Bot. Ztschr. LXI (1922) 83—87. — A. Anstruther Lawson, The Life-History of *Pherosphaera*, in Proc. Linn. Soc. New South Wales XLVIII (1923) 499—516, T. 44. —

**Merkmale.** ♂ Blüten an Laubzweiglein terminal, oder axillär, meist mit zahlreichen Stam. an verlängerter Achse; Stam. mit 2 Sporangien. Carp. der ♀ Blüte 1 bis ziemlich zahlreich, häufig sehr klein, stets nur mit einer Samenanlage; meist ein typisches Epimatium (eine ligula-artige Exkrescenz des Carp.) entwickelt, das mit der Samenanlage in ± innigem Zusammenhange steht; Kotyledonen 2. — Sträucher oder Bäume mit schuppenförmigen, nadelförmigen oder öfter mit langen linealischen, lanzettlichen oder auch bis eiförmigen Blättern; blattähnliche Kurztriebe bei *Phyllocladus*.

**Vegetationsorgane.** Die Podocarpaceen sind seltener niedrige oder höhere Sträucher, so Arten von *Dacrydium* oder die niedrige kriechende, reich verzweigte *Microcachrys*, meist sind es Bäume, die sich öfters zu gewaltiger Höhe erheben. So wird für *Podocarpus amarus* von Java eine Höhe bis zu 60 m angegeben. Ein mächtiger säulenartiger Stamm trägt eine weitausladende Krone mit wirtelartig gestellten Ästen. Eine gleiche Höhe erreicht nach Angaben von Sammlern *P. usambarensis*. Die meisten Arten von *Podocarpus* sind von mittlerer Höhe, doch kommen auch strauchige Formen vor; niedrig strauchig sind z. B. *P. alpinus* und *P. nivalis*. Mit Ausnahme der Gattung *Phyllocladus* ist bei den *P.* ein Unterschied zwischen Langtrieben und Kurztrieben nicht gegeben. Diejenigen Arten, deren Blätter an den Zweigen allseitwendig stehen (so zahlreiche *Podocarpus*),

setzen die wirtelartige Stellung auch an den kleineren Verästelungen fort, indem die Seitensprosse meist nahe aneinander fast wirtelig gedrängt in den Achseln nahe beieinander stehender Blätter gewöhnlich dicht unterhalb der Spitze des Triebes entstehen. Andere Arten aber zeigen das Bestreben, die Seitenzweige dorsiventral auszubilden, indem die Blätter an ihnen in zwei Reihen ausgebreitet werden; die Seitenzweige werden dann meist in der Ebene, in der die Blätter ausgebreitet sind, angelegt. Bei *Phyllocladus* werden, wie erwähnt, Kurztriebe ausgebildet, die von blattförmiger Gestalt sind. An den Langtrieben, die mit Zweigknospen abschließen, sind die Blätter auf kleine zahnartige Schuppen reduziert, die spiraling angeordnet sind und deren Spreite häufig bald abfallig ist. Diese Schuppenblätter tragen in den Achseln blattförmig ausgebildete Kurztriebe von verlängert viereckiger Gestalt, die bei allen Arten derb lederig sind; die Phyllocladien werden bei *Ph. hypophyllum* z. B. bis über 6 cm lang, bei einzelnen Arten variieren sie in Form und Länge beträchtlich. Im unteren Teile sind sie keilförmig verschmälert und sitzen dem Zweige schmal auf, häufig fast gestielt erscheinend; in diesem Teile, der einen Hälften des Vierecks, sind sie ganzrandig, nur wächst häufig das Schuppenblatt, in dessen Achsel der Kurztrieb steht, beträchtlich am Kurztrieb herauf und bildet mit seiner Spreite einen zahnartigen Vorsprung. Der obere Teil des Phyllocladiums dagegen ist ± tief grob zahnförmig oder buchtig eingeschnitten und an den Einschnitten stehen die rudimentären Blätter als zahnartige Schüppchen. Die Blätter sind also an den Kurztrieben infolge der blattartigen Ausbreitung derselben distich und nicht spiraling gestellt.

Bei *Ph. trichomanoides* und *Ph. glaucus* sind Kurztriebe von zweierlei Form vorhanden, einmal annähernd wirtelig gestellte Zweiglein mit schmaler Achse, die den Langtrieben ähnlich sind und seitlich eine Anzahl von Phyllocladien tragen, aber mit einem Phyllocladium und nicht mit einer Knospe abschließen, dann die blattartigen Phyllocladien selbst, die an den Langtrieben oder den eben erwähnten Kurztrieben in den Achseln von Schuppenblättern stehen. Zwischen beiden Formen existieren aber Übergänge, indem an den Kurztrieben der ersten Form die Achse breiter wird und so die Form des Kurztriebes sich der Form eines tief eingeschnittenen Phyllocladiums nähert, da die einzelnen seitlichen Phyllocladien nicht mehr völlig getrennt sind, sondern sich wie Abschnitte eines Phyllocladiums verhalten.

Durch solche Übergänge zeigt sich auch, daß das wenig eingeschnittene Cladodium von *Ph. aspleniifolius* einem ganzen Kurztrieb von *Ph. trichomanoides* mit seitlichen Cladodien entspricht, also ein ganzes Zweigsystem darstellt, was auch aus der Nervatur hervorgeht. Bei *Ph. trichomanoides* sind die einzelnen Abschnitte, die bei *Ph. aspleniifolius* zu einer Fläche verbunden bleiben, durch Dehnung der Achse auseinander gerückt.

Die blattartige Funktion und Ausbildung der Kurztriebe bei *Phyllocladus* wird nicht nur durch die Spaltöffnungen, die entweder nur auf der Unterseite oder beiderseits in Reihen angeordnet sind, sondern auch durch die blattartige Nervatur angedeutet. Die Nervatur der Phyllocladien ist fast fächerförmig, indem vom Mittelnerv besonders nach der Basis zu Seitennerven unter sehr spitzem Winkel nach den Abschnitten des Phyllocladiums abgehen.

Bei einer Anzahl von *Podocarpaceen* sind an der erwachsenen Pflanze nur schuppenförmige Blätter ausgebildet, die, meist spiraling gestellt, übereinandergreifend dicht den Zweig umgeben.

In einem einzigen Falle (bei *Microcachrys*) sind die Schuppenblätter dekussiert gestellt. Die Zweiglein sind hier deutlich vierkantig, die dicht angepreßten, derben Schuppenblättchen stehen in 4 Längsreihen; bei den übrigen sind die Schuppenblätter spiraling inseriert. In jüngeren Wachstumsstadien der Pflanzen sind die Blätter lockerer gestellt und mehr verlängert, nadelig-pfriemlich. Am heranwachsenden Stamm sind alle Übergänge zu verfolgen, bis das Endstadium der Schuppenblätter erreicht ist. So sind z. B. bei *Dacrydium cupressinum* die Blätter bei der Sämlingspflanze pfriemlich, allseitwendig, mit breiter Basis aufsitzend, abstehend, über 1 cm lang; dann bei weiterem Wachstum werden die Blätter allmählich kürzer und dreiseitig, dichterstehend und schließlich übereinandergreifend; sie sind dann nur 2–3 mm lang. Ein gleiches gilt für andere Arten von *Dacrydium*. Im Endstadium sind die Schuppenblätter nur ein bis wenige Millimeter lang, mit verbreiterter rhombischer Basis aufsitzend, dick und starr, meist anliegend, im Durchschnitt dreieckig mit der breiteren Seite dem Zweig zugekehrt, oder am Rücken



Fig. 116. *Phyllocladus*. A—E *Ph. glaucus* Carr. A Phyllocladium mit ♀ Blüten. B ♀ Blüte. C Dies. durchschnitten. D Same mit Arillus. E Carpell. — F—H *Ph. alpinus* Hook. f. F Zweig mit ♀ Blüte am Phyllocladium. G Blüte durchschnitten. H Same mit Arillus. — I—O *Ph. asplenifolius* (Labill.) Hook. f. I Zweig mit ♀ Blüte. K Zweigspitze mit 3 Blüten. L Jüngere ♀ Blüte. M Carpell mit Samen und Arillus vom Rücken gesehen. N Dass von der Seite. O Frucht. — P—S *Ph. trichomanoides* Don. P Zweig mit ♂ Blüten. Q ♂ Blüte mit Braktee. R und S Anthere von innen und außen. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 96, P—S nach Hook. Jeon.)

abgerundet, bei mehreren Arten auch an der Innenseite (Oberseite) mit einem dicken Nerven versehen, so daß der Querschnitt viereckig wird; gewöhnlich sind sie dicht imbricat und mit der Spitze eingebogen; die Spaltöffnungen sind als weiße Punkte auf der breiten Außenseite verstreut. Die Reihen der Schuppenblätter sind bei der engen Stellung sehr deutlich; am zahlreichsten sind sie bei den kurzen, dicken, zylindrischen Zweigen von *Dacrydium araucarioides* (vgl. Fig. 118), wo 13 Längsreihen zu konstatieren sind.

Ein eigenartiger Gegensatz von linealischen Blättern und Schuppenblättern findet sich bei einigen Arten von *Dacrydium*, *D. Kirkii* und Verwandten, am ausgeprägtesten bei der genannten Art. Die verschiedenen Formen sind nicht durch allmähliche Übergänge von der jungen Pflanze bis zum Endstadium verbunden, sondern der scharfe Gegensatz ist auch am ausgewachsenen Baume noch vorhanden. *D. Kirkii* hat an den unteren Zweigen des erwachsenen Baumes linealische Blätter, die ca. 3 cm lang sind; die oberen Zweige des Baumes dagegen, deren letzte Auszweigungen dichte Büschel bilden, sind mit kleinen, eng angepreßten, 2 mm langen Schuppenblättern bedeckt. Die Blattformen sind scharf abgesetzt, am selben Zweig und sogar am selben Zweiglein stehen beiderlei Blätter nebeneinander. Minder ausgeprägt ist der Gegensatz bei *D. Bidwillii*; junge Pflanzen oder die unteren Zweige älterer Pflanzen haben abstehende, linealische, 5—9 mm lange Blätter, erwachsene Pflanzen im oberen Teil kleine Schuppenblätter; doch kann man an einzelnen Zweigen der erwachsenen Pflanze den Übergang zwischen beiden Formen durch zahlreiche Zwischenstufen vermittelt sehen.

Der größere Teil der Arten der *Podocarpaceen* ist mit linealen, nadelähnlichen oder breiteren, bis ovalen Blättern bekleidet. Bei allen diesen Arten ist die junge Laubknospe von Knospenschuppen eingehüllt, die bei den Arten mit Schuppenblättern fehlen. Die Knospenschuppen persistieren meistens an der Basis der austreibenden Zweige. Die in den Achseln von Laubblättern stehenden Zweigknospen sind von sehr verschiedener Größe und Gestalt, schmal ellipsoidisch bis kugelig. Die Knospenschuppen sind meist hart lederig und dick, mit breitem Grunde aufsitzend, stumpflich oder zugespitzt; sie greifen übereinander und umhüllen die Knospe dicht angepreßt; seltener sind die äußeren Knospenschuppen lang pfriemlich zugespitzt und sparrig abstehend oder an der Spitze zurückgekrümmt (z. B. *Podocarpus coriaceus*, *P. nerifolius*). Die letztere Art zeigt zugleich, daß die Knospenschuppen an Länge bedeutend variieren können; sie sind hier kurz oder länger zugespitzt bis lang pfriemlich verschmälert. Doch ergibt im allgemeinen die Form der Knospe sowie die Gestalt und Konsistenz der Schuppen beachtenswerte Charaktere zur Erkennung der Arten.

In der *Nageia*-Gruppe von *Podocarpus* sind die Blätter dekussiert, sonst stehen sie spiraling. In dieser Gruppe wird auch die größte Blattbreite erreicht. Die Blätter (vgl. Fig. 134) sind von eiförmiger oder schmal eiförmiger Gestalt, häufig lang geschwänzt-zugespitzt, am Grunde abgerundet und kurz gestielt; bei *P. Wallichianus* sind die Blätter bis 13—15 cm lang und 3—5 cm breit. Sonst variieren die Blätter erheblich von schmal linealer bis zu lanzettlicher oder breit lanzettlicher Form. Seltener sind sie an der Basis gleichmäßig in den am Zweig herunterlaufenden Blattfuß verschmälert, meist ist ein deutlich abgesetzter sehr kurzer, dicker und schmaler Blattstiel eingeschoben, der sich wieder in den Blattfuß verbreitert. Die kleinsten Blätter linealer Form finden sich bei *Podocarpus nivalis* und *P. alpinus*; hier sind sie nur 12 mm lang bei einer Breite von 2—2,5 mm. Die breiteren Blätter, die besonders bei *Podocarpus* & *Eupodocarpus* vorherrschen, sind entweder gleichmäßig lanzettlich (z. B. *P. oleifolius*), oder ihre größere Breite liegt nach der Spitze zu (z. B. *P. Purdieanus*), oder sie sind lang nach der Spitze zu verschmälert mit der größeren Breite nach der Basis zu (z. B. *P. nerifolius*). Die lanzettlichen Blätter erreichen bei einigen Arten eine beträchtliche Größe, bei *P. Rumphii* und *P. nerifolius* bis 25 cm bei einer Breite bis zu 2—3 cm. Eine durchschnittliche Länge von 10 cm und darüber gilt für viele Arten. Ihrer Konsistenz nach sind die Blätter meist ziemlich dünn, lederig und biegsam. Allermeist werden sie nur von einem ± hervortretenden Mittelnerven durchzogen. Eine Ausnahme macht nur die *Nageia*-Gruppe von *Podocarpus*, deren breitere Blätter durch zahlreiche Nerven gestützt werden, die wenig verzweigt fast parallel miteinander verlaufen und an der Blattoberfläche nicht hervortreten. Von dem Bündelkreis der Achse geht ein einzelnes Gefäßbündel aus, das sich bald teilt; die beiden Äste treten in den Blattstiel ein; weitere dichotomische Teilungen, die der Nervatur des

Blattes ihren Ursprung geben, finden an der Basis der Spreite statt. Sonst ist der Mittelnerv oberseits meist als schmale Erhebung kenntlich; bei einer Anzahl von *Podocarpus*-Arten tritt an die Stelle des Nerven oberseits eine schmal eingeschnittene, scharfe Furche (z. B. *P. macrostachyus*); bei anderen wiederum ist der Nerv auf der Blattoberseite kaum abgesetzt. Unterseits verläuft entsprechend der Mittelnerv, gewöhnlich breiter und weniger hervortretend als auf der Oberseite. Die Spaltöffnungen sind bei vielen Arten von *Podocarpus* über die ganze Blattunterseite zu beiden Seiten des Nerven verteilt und als feine weiße Punkte sichtbar, die in zahlreichen Längsreihen angeordnet sind; doch kommt es auch hier vor, daß (ähnlich wie bei *Torreya* usw.) die Spaltöffnungen auf zwei Streifen längs des Mittelnerven beschränkt sind (z. B. *Podocarpus nubigenus*, *Saxegothaea*); die Spaltöffnungen können auch sowohl oberseits wie unterseits oder bei kantigen nadelförmigen Blättern (z. B. *Dacrydium cyparissinum*) allseitig vorkommen.

**Anatomie der Vegetationsorgane.** Auf die Epidermis der Blätter folgt vielfach ein einschichtiges Hypoderm aus stark verdickten, in der Längsrichtung des Blattes bedeutend gestreckten Zellen; das Hypoderm fehlt nach den Angaben der Autoren z. B. bei *P. andinus* und *P. ferrugineus*, ferner auf der Unterseite bei *Dacrydium*-Arten, sowie auf der Oberseite bei *Microcachrys*; auch ist das Hypoderm öfters nicht geschlossen, sondern durch zahlreiche einzelne verdickte Zellen ersetzt.

Das Blattparenchym läßt bei den flachblättrigen Formen ein Palissadenparenchym und ein Schwammparenchym unterscheiden, das erstere nimmt aber den kleineren Raum ein und besteht aus 2—3 Reihen regelmäßiger gestellter, aber verhältnismäßig wenig gestreckter Zellen; selten, wie bei *P. elongatus*, ist auf beiden Seiten des Blattes Palissaden-gewebe entwickelt. Das übrige Blattgewebe läßt gewöhnlich einen deutlichen Zug zum Mittelbündel (das bei den allermeisten Arten allein vorhanden ist) erkennen; die Zellen sind in dieser Richtung gestreckt. Besonders stark ist das quergestreckte Parenchym bei *Podocarpus* ausgebildet. Manchmal bildet es einen geschlossenen Gewebebestrang, der sich rechts und links vom Leitbündel aus in die Blattspreite erstreckt und dadurch zu stande kommt, daß sich die Zellen durch kurze Fortsätze allseitig fest miteinander verbinden, ohne daß die Zellen getüpfelt und verholzt sind (z. B. *P. alpinus*, *P. totara*). Bei vielen Arten aber ist das Querparenchym ein verholztes, sklerenchymatisch verdicktes Gewebe mit einfachen Tüpfeln, das vom Leitbündel aus auf beiden Blathälften quer zur Längsrichtung des Blattes fast bis zum Rande verläuft. Dieses Querparenchym, auch als accessorisches Transfusionsgewebe oder transversales Hydrostereom bezeichnet, darf nicht mit dem eigentlichen Transfusionsgewebe verwechselt werden; es dient wohl nicht nur der Festigung des Blattes, sondern auch der Wasserspeicherung. Gewöhnlich ist im Blatt ein Harzkanal auf der Seite des Phloems des Bündels vorhanden, doch kommen auch 3 Harzgänge vor.

Im Gefäßbündel des Blattes fehlt im allgemeinen zentripetales Xylem; nur in den Blattzweigen von *Phyllocladus* ist es in den seitlichen Gefäßbündeln konstatiert worden (A. Robertson). Es besteht aus weiten Tracheiden, die Spiralverdickung und Hoftüpfel haben.

An das Gefäßbündel des Blattes schließt sich beiderseits ein Transfusionsgewebe, das besonders bei *Podocarpus* entwickelt ist; über seine Bedeutung vgl. bei den *Cycadeae* im Abschnitt über Blattanatomie.

Im Mark des Stammes sind sklerotisch verdickte Zellen häufig. Die Tracheiden haben behöfte Tüpfel, die deutliche Reihenanordnung zeigen; bei *Saxegothaea* kommen 2 Reihen vor. Ein Torus ist an den Hoftüpfeln nach Thomson bei *Podocarpus* wohl entwickelt, ähnlich wie bei *Pinus*, abgeflacht scheibenförmig oder linsenförmig; bei *Dacrydium* und *Saxegothaea* ist der Torus nur angedeutet. Harzgänge fehlen dem Holz der *P.*, dagegen sind harzführende Parenchymzellen reichlich zerstreut, die dünnwandig, ungetüpfelt und schmäler als die Tracheiden sind und einfache, den Tracheiden gleichlaufende Zellreihen bilden. Die Markstrahlen sind einreihig. Charakteristisch für viele Podocarpaceen sind nach Gothan die »podocarpoiden« Markstrahltüpfel oder Kreuzungsfeldtüpfel (d. h. die den Holzzellen angehörigen Tüpfel, die auftreten, wo eine Markstrahlzellwand an die Holzzelle stößt). Die runde Hofbegrenzung ist hier deutlich, mehr ins Auge fallend aber ist der Porus, der von schmal elliptischem Umriß und stark aufwärts gerichtet ist. Besonders im Frühholz kommen aber bei vielen Podocarpaceen auch Eiporen als Markstrahltüpfel vor, d. n. der Porus nimmt an Größe immer mehr zu

und erreicht schließlich die Größe der Behöfung (Eiporen). Eiporen finden sich auch bei *Phyllocladus*. Bei *Saxegothaea* haben die horizontalen Wände der Markstrahlzellen ähnlich wie die von *Abies* rundliche Lochporen, während die Tangentialwände glatt, ungetüpfelt sind. Über die Anatomie des Podocarpaceen-Stammes vgl. auch K. Wilhelm, Abschnitt Hölzer in Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreichs 3. Aufl. II (1918) und A. Burgerstein in Ber. D. Bot. Ges. XXIV (1906) 196—197. — An den Wurzeln treten Knöllchen auf, deren Bildung von Ethel R. Spratt näher untersucht wurde. Es ließen sich Bakterien nachweisen, die freien Stickstoff assimilieren können, und zwar handelt es sich wie bei den Leguminosenknöllchen um *Pseudomonas radicicola*. Die Knöllchen sind modifizierte Seitenwurzeln; sie perennieren und sind unverzweigt, nur bei *Saxegothaea* öfters gegabelt. Sie erzeugen ± reichlich Wurzelhaare, und durch diese kommen die Bakterien in die Knöllchen hinein. In den Zellen der Knöllchen treten sie dann als Zoogloea auf und sind so von früheren Autoren mit Hyphen einer mycorrhiza-artigen Struktur verwechselt worden. Die Knöllchen wurden konstatiert bei *Podocarpus*, *Microcachrys*, *Dacrydium*, *Saxegothaea* und *Phyllocladus*.

**Blütenverhältnisse.** In den allermeisten Fällen sind die Blüten der Podocarpaceen diözisch, bei *Podocarpus* wohl immer; einige Angaben, die auf Monözie bei *Podocarpus* hinweisen, erscheinen mir unsicher. Sicher monözisch sind dagegen, wenigstens gelegentlich, einige Arten von *Phyllocladus* und *Dacrydium*, z. B. *D. Colensoi*.

Die ♂ Blüten sind nur aus Sporophyllen zusammengesetzt oder am Grunde von einer Schuppenhülle umgeben, die die Blüten im Knospenzustande völlig einschließt und später dort verbleibt. Die Anthere hat stets nur 2 Sporangien; die Linie der Dehiszenz derselben ist schief oder quer. Die einfachste Form der ♂ Blüte ist die am Laubzweiglein terminale, wie sie bei den meisten Arten von *Dacrydium* und bei der Sektion *Dacrycarpus* von *Podocarpus* vorkommt. Die Antheren nehmen spiraling gestellt, übereinandergreifend, in größerer Anzahl die Spitze eines Laubzweigleins ein (Fig. 118 E, a). Die Form der Stam. ist gegen die der sterilen Laubschuppen des Zweigleins wenig verändert, nach der Basis zu tragen sie nach außen, an ihrer Unterseite zwei eiförmige, horizontal gestreckte, neben-einanderliegende Pollenfächer, die der Länge nach durch eine horizontale Spalte nach außen und unten zu aufspringen. Da die Form der sterilen Schuppen in der fertilen Region wenig verändert ist, so ist die »Endschuppe« der Anthere groß und entspricht in ihrer Form fast den sterilen Schuppen. Die ♂ Blüte hebt sich somit wenig von der sterilen Region ab (vgl. z. B. *P. dacydoides*, Fig. 124), und es zeigt sich hier am deutlichsten die Entstehung der Endschuppe, die bei den meisten Podocarpaceen stark reduziert ist, aus dem Endteil des sterilen Blattes. Deutlicher hebt sich die terminale Blüte bei der Gattung *Pherosphaera* an der Zweigleinspitze ab. Sie ist ungefähr kuglig und besteht nur aus 8—12 auf die Antheren reduzierten Stam.; sie ist an der Basis von einigen vergrößerten und verbreiterten Schuppenblättern umgeben, die aber noch an die sterilen Schuppenblätter durch ihre starke Kielung erinnern.

In den Gattungen *Saxegothaea* und *Podocarpus* (mit wenigen Ausnahmen) sind die Blüten axillär; sie stehen meistens einzeln oder zu mehreren (2—5) gebüschtelt in den Achseln von Laubblättern; die Einzelblüte ist an der Basis von trocknen oder starren rundlichen, sterilen Schuppen umgeben; sind mehrere Blüten in der Laubblattachsel büschelig gestellt, so stehen die seitlichen Blüten in den Achseln einzelner Schuppen der Hülle. Die Blüten sind schmal zylindrisch und bestehen aus zahlreichen dichtgestellten, übereinandergreifenden Stam. Im Verlauf der Anthese streckt sich die Achse und wird weniger straff; die Blüten sind dann häufig überhängend, die Antheren lockerer gestellt. Die größte Länge der Blüten in der Gattung wird bei *Podocarpus elatus* erreicht; hier sind sie bis 5 cm lang bei 5 mm Durchmesser; die kleinsten Blüten in der *Eupodocarpus*-Gruppe hat *P. nivalis*; hier sind sie meist nur 3—4 mm, selten 6—9 mm lang.

Die Stam. sind mit einem kurzen, häufig wenig ausgebildeten Filament an der Achse der Blüte befestigt, das zwischen den beiden Sporangien unterseits entspringt; die beiden Sporangien liegen nebeneinander, sie sind eiförmig oder länger gestreckt ellipsoidisch und berühren sich innen, so daß zwischen ihnen keine Blattfläche bleibt; über die Sporangien hinaus ist die Anthere in ein meist kurzes, dreieckiges oder ovales, stumpfes oder spitzes Ende verlängert. Die Reduktion dieses Endteils geht manchmal so weit, daß nur ein kleiner Höcker zwischen den Sporangien bleibt; völlig ist es bei *P. salignus* abortiert. Bei dieser Art ist die Achse der Blüte fadendünn und gewunden (Fig. 117 C); die kleinen,

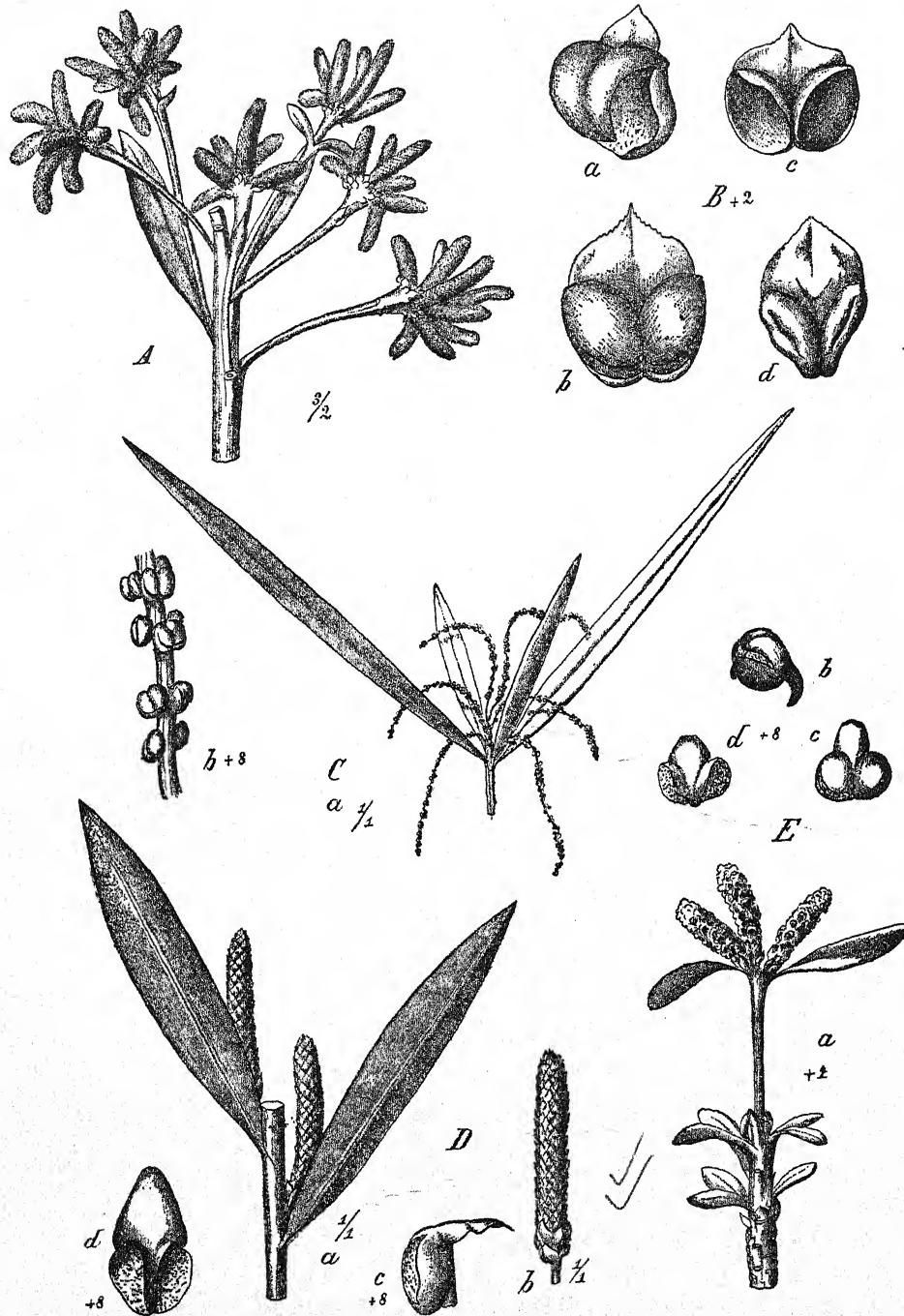


Fig. 117. Männliche Blüten einiger Arten von *Podocarpus* & *Eupodocarpus*. — A *P. glomeratus* Don. — B *P. Selloi* Klotzsch. Antheren. — C *P. salignus* Don, b Teil einer Blüte. — D *P. macrostachyus* Parl., b ♂ Blüte, c und d Anthere von der Seite und von vorn. — E *P. alpinus* R. Br., b—d Antheren. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 83, B a—d nach Fl. Brasil.)

fast kugeligen Antheren stehen in kleinen Gruppen unregelmäßig längs der Achse, die Sporangien sind nur durch eine seichte Furche getrennt.

Bei *P. spicatus* und Verwandten entsteht durch Reduktion der Blätter, in deren Achseln die Blüten stehen, ein ähriger Blütenstand; die Ähre ist axillär und besteht aus 10—30 Blüten, die in den Achseln kleiner Brakteen stehen; an manchen Exemplaren nimmt der Blütenstand auch die Spitze eines Zweiges ein, der an der Basis normal beblättert ist; die Blätter nehmen nach der Spitze des Zweigleins zu allmählich an Länge ab und gehen langsam in die Brakteen der ♂ Blüten über. Bei dem verwandten *P. andinus* sind die Brakteen häufig beträchtlich größer und ähneln in ihrer Form den Laubblättern, die sie aber niemals an Länge erreichen.

Bei einer Anzahl von Arten von *Podocarpus* sind die einzeln axillären Blüten kurz dicklich gestielt, z. B. bei *P. macrostachyus* (Fig. 117 D). Die Basis der zylindrischen, aufrechten Blüte umgeben einige starre, lederige Schuppen, die im jugendlichen Stadium die kugelige Knospe völlig einschließen. Bei anderen Arten stehen mehrere Blüten an der Spitze eines Stieles gebüschtelt, so bei *P. amarus* und *P. Lambertii*. Bei *P. amarus* stehen 3—4 Blüten an der Spitze eines kurzen Stieles. An der Basis jeder einzelnen Blüte sind eine Anzahl leerer Schuppen, die von den folgenden fertilen in Form und Konsistenz wenig abweichen. Jede Blüte steht in der Achsel einer der kleinen, breit dreieckigen Schuppen, die man auch schwach an dem dicklichen Stiel herunterlaufen sieht. Der Stiel ist also als kurzes Zweiglein aufzufassen, das nur einige kleine Brakteen trägt, in deren Achseln die Blüten stehen. An einzelnen Exemplaren wachsen diese Zweiglein etwas aus und tragen rudimentäre Brakteen, mit gestielten Blütenbüscheln in ihren Achseln. Das gleiche Verhältnis liegt bei *P. Lambertii* vor.

Der Übergang von kurzgestielten Blüten zu kurzen Zweiglein ist bei *P. totara* und Verwandten zu verfolgen. Bei *P. totara* stehen die ♂ Blüten einzeln auf kurzen Stielen in den Achseln von Laubblättern, an der Basis von einigen kleinen starren, breiten Schuppen umgeben. Bei *P. alpinus* dagegen (Fig. 117 E, a) stehen die Blüten an der Spitze eines rudimentären Zweigleins, das an seiner Basis in einer Länge von 3—10 mm nackt, stielartig entwickelt ist. An der Spitze des Zweigleins stehen 3 (selten bis 6) Blüten in den Achseln von Brakteen, die entweder klein oder bis zur Größe gewöhnlicher Laubblätter entwickelt sind und deutlich am Stiele herablaufen. Am weitesten ist die Vereinigung von Gruppen büschlig gestellter ♂ Blüten an rudimentären Zweigen häufig bei *P. glomeratus* ausgebildet (vgl. Fig. 117 A). Bei dieser Art sind häufig Gruppen von Blütenbüscheln an der Spitze von nackten, stielartigen Zweiglein vereinigt, die zahlreich einzeln in den Blattachsen stehen.

Die Pollenkörner sind geflügelt. Eine Ausnahme hiervon macht nur *Saxegothaea*. Die reifen Pollenkörner messen hier 40—45  $\mu$  und haben eine glatte oder sehr fein gewellte Oberfläche. Bei *Microcachrys* haben die Pollenkörner meist 3 Flügel, seltener 4, auch sogar 5 und 6; die Flügel sind oft nur schwach entwickelt. Bei *Podocarpus* § *Eupodocarpus* und § *Stachycarpus* haben die Pollenkörner immer zwei große Flügel, *P. dacrydioides* besitzt Pollenkörner mit 3 Flügeln. *Pherosphaera* hat sehr kleine Pollenkörner mit 3 Flügeln.

Die ♀ Blüten. 1. Form der Blüte und Carp. Die ♀ Blüten sind entweder an beblätterten Langtrieben terminal, oder sie stehen einzeln in den Achseln von Laubblättern an Langtrieben. Das erstere ist der Fall bei *Microcachrys*, den meisten Arten von *Dacrydium* und der Sektion *Dacrycarpus* von *Podocarpus*. Ein eigenständiges Verhalten zeigt *Saxegothaea*; hier schließt die Blüte ein ganz kurzes, nur mit Schuppenblättern bekleidetes Zweiglein ab, das sich aber aus einer terminalen Laubknospe eines Langtriebes entwickelt. Die Anzahl der Samenanlagen tragenden Carp. in einer Blüte ist sehr wechselnd, in größerer Anzahl sind sie nur in der Blüte von *Microcachrys* und *Saxegothaea* entwickelt. Bei ersterer Gattung stehen die Carp. in alternierenden Viererwirten, die sich an die gekreuzten Blattpaare des Laubtriebes anschließen (Fig. 121). Einzeln in Laubblattachsen stehen die Blüten bei den meisten Arten von *Podocarpus*, bei denen sie sich am schärfsten als abgeschlossene fertile Region charakterisieren.

Die Form und Größe der Carp. ist sehr verschieden; sie bleiben entweder größer als die sich entwickelnde Samenanlage und selbst als der Same, oder sie sind wie bei *Podocarpus* nur äußerst rudimentär entwickelt und werden von der Samenanlage mit der diese umgebenden Hülle (dem Epimatium, siehe unten) weit überragt. Die schuppenförmigen

Blätter, die in ihrer Gesamtheit die ♀ Blüte der Podocarpaceen darstellen und sich gegen den Laubtrieb abgrenzen, sind meist nur zu einem Teil fertil als Carp. entwickelt.

Bei *Microcachrys* und *Saxegothaea* treten sie in größerer Anzahl, sich teilweise dachziegelig deckend, auf, sind sitzend und dickfleischig. Bei ersterer Gattung sind die Carp. am oberen Ende breit abgerundet und etwas kapuzenförmig eingebogen, bei letzterer decken sie sich noch stärker und sind in eine Spitze ausgezogen. Die Samenanlagen sind durch die Anordnung der Carp. bei diesen Gattungen in den Blüten versteckt. Bei *Microcachrys* aber ist stets nur ein Teil dieser Schuppenblätter fertil, und zwar in dem mittleren Teil der Blüte. Ebenso gehen bei *Saxegothaea* die Schuppenblätter, die am oberen Teile des Stielcs dichter zusammengedrängt werden, allmählich in die Form der fertilen Carp. über. Bei den Arten von *Dacrydium* mit terminalen ♀ Blüten sind 1 bis (bei *D. Franklinii*) 8 Carp. entwickelt. Seltener hebt sich die florale Region von der sterilen kaum ab, z. B. bei *D. araucariooides* (Fig. 118 F, a). Die Schuppenblätter des Triebes werden hier nach der Spitze des Zweiges zu etwas länger, das letzte Blatt, das vollständig den vorhergehenden gleicht, fungiert als Carp., welches die Samenanlage an Länge bedeutend übertrifft (Fig. 118 F, d, e, f). Durch die umgebenden Schuppenblätter wird die Samenanlage an der Spitze des Zweiges vollständig versteckt (c); erst der stark entwickelte Same tritt etwas über die Spitze des Zweiges heraus (b, g). Besser hebt sich die florale Region bei den anderen Arten mit einem Carp. ab (z. B. *D. cupressinum*, Fig. 122, *D. Fonkii*, Fig. 118 E). Die beiden letzten Schuppenblätter der Laubsprosse sind etwas über die sterile Region herausgehoben und kahnförmig ausgebaucht; nur eines dieser Blätter fungiert als Carp. und trägt eine Samenanlage, das gegenüberstehende, ihm in der Form ganz gleiche bleibt steril. Bei *D. cupressinum* sind die unterhalb dieser beiden Blätter stehenden Schuppen zugleich meist stumpfer und an der Basis verdickt; die Blüte ist scharf eingebogen, so daß sie sich noch mehr von der sterilen Region abhebt.

Bei einer kleineren Gruppe von *Dacrydium*, *D. Bidwillii* und Verwandten, schließt die Blüte die Achse nicht ab, sondern schon zur Blütezeit ist die Achse etwas über die Carp. fortgesetzt. Ist nur ein Carp. vorhanden, so drückt die entwickelte Samenanlage diesen Achsenfortsatz ziemlich scharf zur Seite (Fig. 123). Seitlich sind die Blüten bei *D. taxoides* und *D. falciforme* entwickelt; sie bilden hier ein ganz kurzes Zweiglein, das von der Basis an mit sparrigen Schuppenblättern besetzt ist; nur das oberste Blatt, das fleischig und lang zugespitzt, frei herausgehoben ist, fungiert als Carp.

Die einfachste Form der Blüte bei *Podocarpus* findet sich in der Sektion *Stachycarpus* bei *P. spicatus* (Fig. 130). Hier bildet die ♀ Blüte ein kurzes begrenztes Zweiglein mit dünner Achse, an der in spiraler Folge in gleichmäßigen Abständen schmale Schuppenblättchen stehen, die an der Achse herunterlaufen und an ihrer Basis je eine Samenanlage tragen. Diese Zweiglein sind bis 4 cm lang und tragen ca. 8 Samenanlagen. In den meisten Fällen wird dieses Verhalten bei *P. spicatus* und bei der nächstverwandten Art *P. andinus* insofern modifiziert, als die untersten Blätter dieser Zweiglein steril sind. *P. andinus* (Fig. 129) zeigt ein doppeltes Verhalten; entweder stehen die ♀ Blüten in Blattachsen und tragen nur an der Basis einige etwas entfernt voneinander stehende, trockne Schuppenblätter, oder die Blüte setzt einen vorangehenden kurzen Laubsproß fort; dieser trägt an einer Spitze eine Knospe, aus der sich ein Trieb entwickelt, welcher an seinem unteren Teil einige Blätter trägt, die fast zur Größe der Laubblätter heranwachsen, darauf folgend einige Schuppenblätter und im oberen Teil Carp. Die Blüte bildet also hier ein terminales, modifiziertes Zweiglein. Der Begriff und die Begrenzung der ♀ Blüte wird hier etwas unsicher; manchmal ist das ganze Zweiglein zur Blüte geworden, manchmal nur der obere Teil, wenn auch der untere Teil, der meist sterile Schuppenblätter von geringerer Größe als der der Laubblätter trägt, sich gleichfalls gegen die sterilen Triebe auszeichnet. Mehr noch wird der Unterschied der seitlichen und terminalen Blüte bei *P. Mannii* verwischt (Fig. 132). Hier steht eine Samenanlage terminal an einem kurzen Zweiglein, das am Grunde Narben von kleinen Schuppenblättern, im mittleren Teile aber einige wohl ausgebildete Laubblätter trägt. Das begrenzte Zweiglein schließt ab mit einem äußerst kleinen Carp., dessen Basalteil etwas verdickt ist und eine verhältnismäßig sehr große Samenanlage trägt. Gänzlich auf sehr kleine Schuppen reduziert sind die Blättchen an dem kurzen Stiel der Blüte bei *P. ferrugineus*. Das ganze Zweiglein ist zu einem kurzen Blütenstiel mit einem Carp. am Ende geworden.

Überhaupt ist bei der Sektion *Stachycarpus* die Tendenz zur Reduzierung der Anzahl

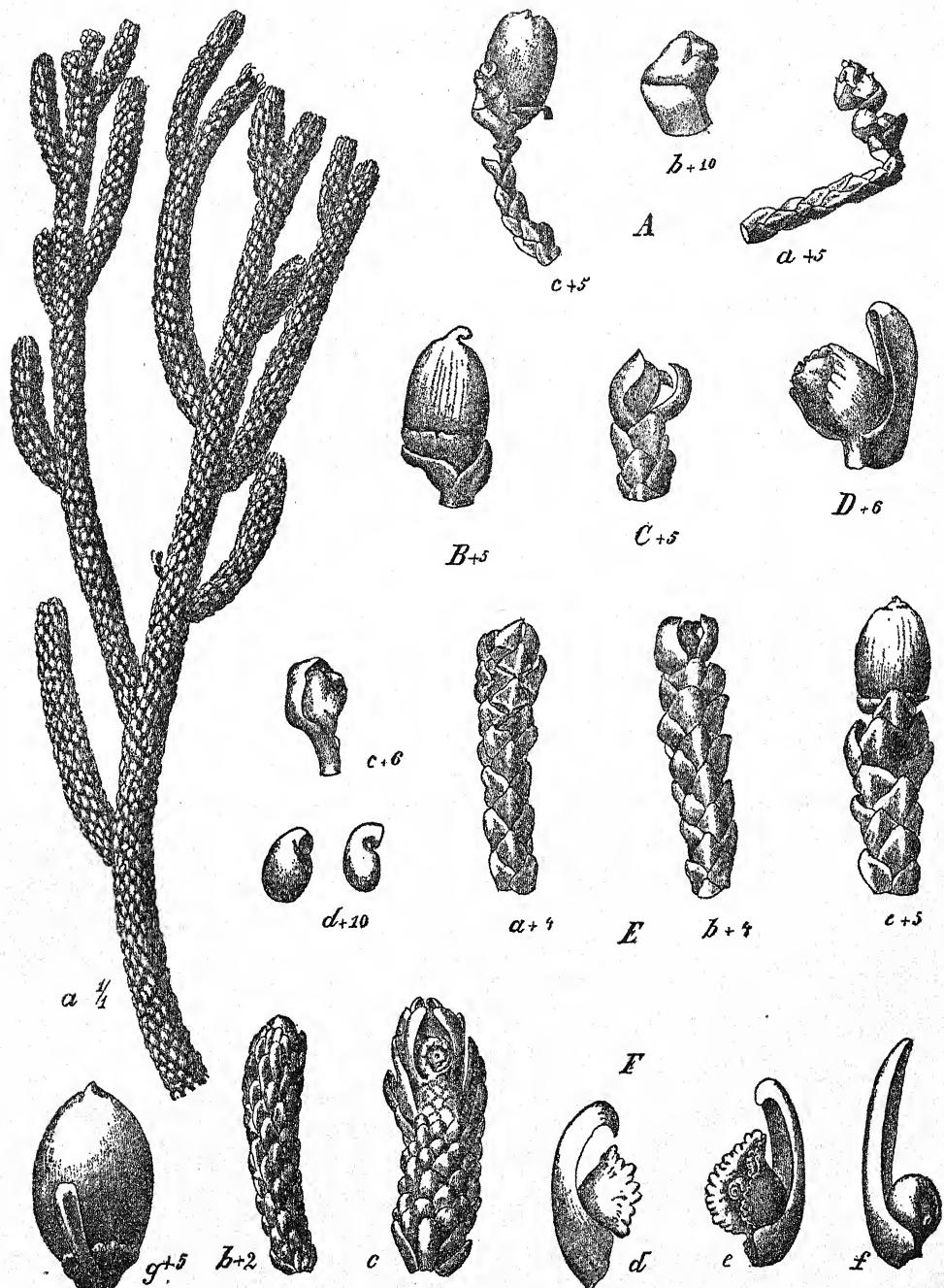


Fig. 118. *A* *Dacrydium Franklinii* Hook. f. *a* Zweigspitze mit ♀ Blüte. *b* Carpell mit Epimatium und Samenanlage. *c* Fruchtzustand. — *B* *D. laxifolium* Hook. f. Carpell mit dem am Grunde vom Epimatium umgebenen Samen. — *C* *D. intermedium* Kirk. Zweigspitze mit Blüte. — *D* *D. Balansae* Brongn. et Gris. Carpell mit Samen. — *E* *D. Fonkii* (Phil.) Benth. *a* ♂ Blüte am Zweigende. *b* ♀ Blüte am Zweigende. *c* Carpell mit Samenanlage. *d* Samenanlage. *e* Frucht am Zweigende. — *F* *D. araucarioides* Brongn. *a* Habitus. *b* Zweigende mit Samen. *c* Dass. mit Blüte, vordere Blätter entfernt. *d-f* Carpell mit Epimatium und Samenanlage. *g* Carpell mit Samen. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 49, *Fc-f* nach Brongniart u. Gris.)

der Samenanlagen vorhanden; bei *P. spicatus* sind ca. 8, bei *P. montanus* und *P. amarus* (Fig. 131) 2—3, bei den anderen Arten eine vorhanden. Damit hängt eine wechselnde Ausbildung des Zweigleins zusammen, das bei *P. spicatus* manchmal überhaupt nur Carp. trägt, während bei den anderen Arten der Teil unterhalb des Carp. teils als beblättertes Zweiglein, teils als kleiner beschuppter Stiel ausgebildet ist.

Ausgesprochen achselständig und einzeln sind die ♀ Blüten bei der Sektion *Eupodocarpus*,

die sich durch die Ausbildung des sogenannten »Receptaculums« auszeichnen, zu dem die Fruchtblätter zusammen treten (Fig. 119 und 120). Die Blüten sind sehr selten fast sitzend, gewöhnlich mit einem sich vom Receptaculum gut abhebenden, dünnen Stiel versehen, der selten länger als 1 cm wird. Das Receptaculum ist von zylindrischer oder glockiger Gestalt und besteht aus den fleischigen, miteinander verwachsenen Basen der Schuppenblätter, von denen 1—2 zu Carp. werden. Die Entstehung des fleischigen Receptaculums aus verwachsenen Blattbasen wies A. Braun nach (Monatsber. Akad. Wiss. Berlin 1869), indem er bei Exemplaren von *P. macrophyllus* subsp. *maki* mißbildete Laubblätter fand, deren Basen receptaculumähnlich angeschwollen waren. Diese Mißbildung scheint nicht ganz selten zu sein.

Gewöhnlich ist nur eine der Schuppen als Carp. entwickelt, seltener sind es zwei; die freien Spitzen, d. h. die Spreiten der Blätter, die das Receptaculum zusammensetzen, sind gegen die verdickten Basen äußerst reduziert und werden von der frei emporstehenden Samenanlage weit übertragen. Sie sind meist selbst dickfleischig, mit breiter Basis in das Receptaculum verlaufend, an dem man die Grenzen der einzelnen zusammensetzenden Blätter als flache Rillen über das ganze Receptaculum hin verfolgen kann. Seltener laufen die kleinen Spreiten in eine etwas häutige Spitze aus.

Zwei große Gruppen der Sektion *Eupodocarpus*, die zugleich geographisch getrennt sind, sind dadurch unterschieden, daß bei der einen an der Spitze des Blütenstiels, an der Basis des Receptaculums zwei schmale, pfriemliche, häutige Blättchen entwickelt sind (Fig. 120) die der anderen Gruppe durchweg fehlen (Fig. 119). Als Beispiel der ersten Gruppe sei *P. macrophyllus* erwähnt, dessen subsp. *maki* Fig. 120 A zeigt. Der Stiel der Blüte variiert ziemlich an Länge (Fig. 120 A und D); an seiner Spitze stehen transversal zur Achse zwei pfriemliche Blättchen, mit diesen gekreuzt die beiden ersten fleischigen Schuppen des Receptaculums, von denen eines als Carp. fungiert; über diesen beiden Receptaculum-Schuppen ist wiederum in gekreuzter Stellung zu ihnen ein Schuppenpaar angelegt, das aber nicht zur Entwicklung gelangt. Bemerkenswert ist die durchweg gekreuzte Stellung der Schuppenpaare im Gegensatz zu den Carp. der Sektion *Stachycarpus*, die in spiraler Folge stehen.

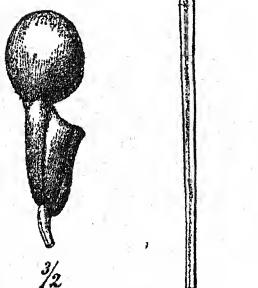


Fig. 119. Links Frucht von *Podocarpus milanjanus* Rendle (Stiel, Receptaculum, Same). Rechts *P. Lambertii* Klotzsch, Frucht im Längsschnitt. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 91, D nach Fl. Brasil.)

Die pfriemlichen Blättchen am Fuße des Receptaculums sind stets dünn, häutig; sie vertrocknen bald und fallen meist vor der Fruchtreife schon ab; bei *P. nerifolius* werden sie bis über 5 mm lang, doch variiert ihre Länge bei dieser Art ziemlich bedeutend.

Bei *P. macrophyllus* subsp. *maki* sind die beiden fleischigen Schuppen des Receptaculums von fast gleicher Länge; meist übertragt jedoch sonst die fertile Schuppe die sterile beträchtlich. Nur bei wenigen Arten ist das zweite Schuppenpaar des Receptaculums in der Anlage zu erkennen, wenigstens bei getrocknetem Material, meist sind nur 2 Schuppen ausgebildet, seltener 3, wie z. B. Fig. 119 A für *P. milanjanus* zeigt.

Nur bei *P. spinulosus* und *P. Drouynianus* fand ich, daß die pfriemlichen Blättchen am Fuße des Receptaculums unter Umständen an seiner Bildung sich beteiligen; es er-

gibt sich dadurch eine ganze Variationsreihe in der Ausbildung des Receptaculums, die Fig. 120 *H—L* für *P. spinulosum* zeigt. Die ♀ Blüten stehen hier nach der Basis junger Zweige zu in den Achseln von kleinen Niederblättern dieses Zweiges oder in den Achseln

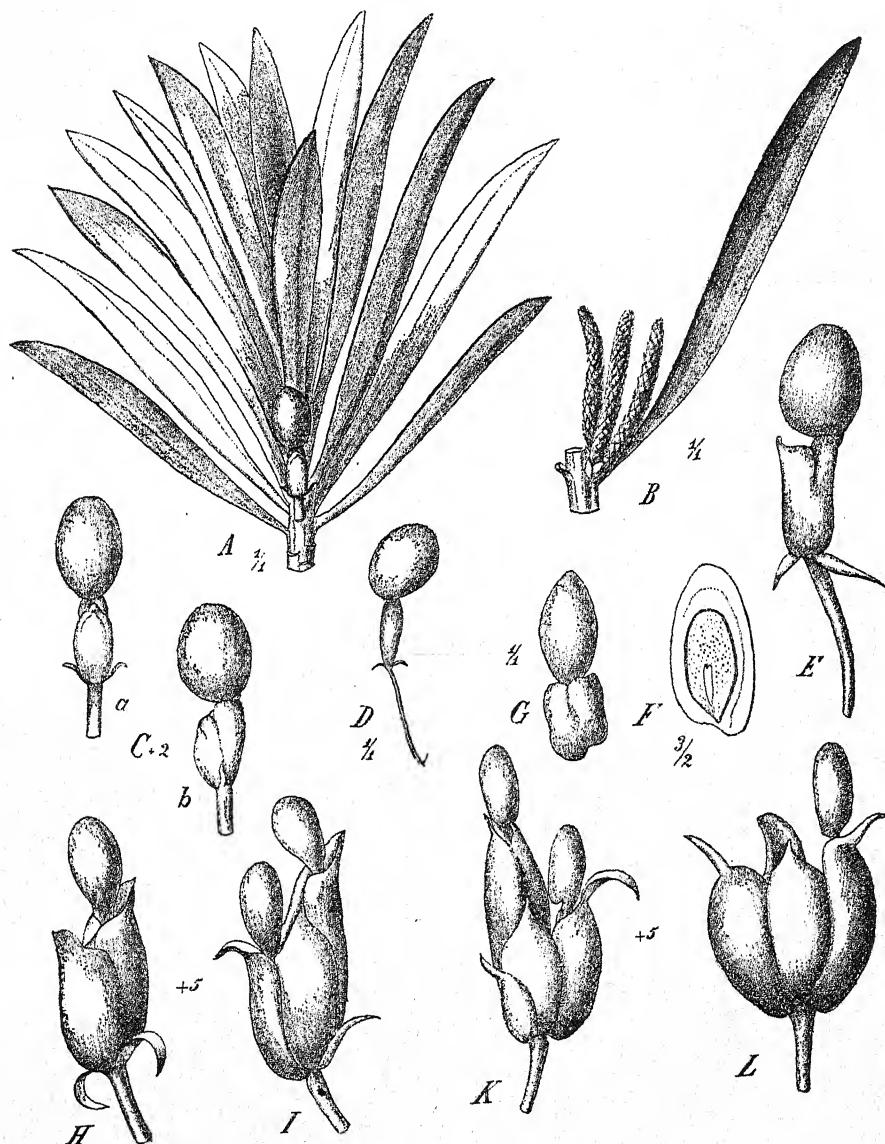


Fig. 120. *A—D* *Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) Don subsp. *maki* Sieb. *A* ♀ Zweig, *B* ♂ Blüten. *C* a und b ♀ Blüte von vorn und von der Seite. *D* Länger gestielte ♀ Blüte. — *E—G* *P. nerifolius* Don, Frucht. — *H—L* *P. spinulosus* (Smith) R. Br. ♀ Blüten. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 77, E nach Blume.)

der untersten Laubblätter. Der Stiel der Blüte ist kurz. An der Basis des Receptaculums stehen entweder zwei relativ ziemlich große, pfriemliche, abfallige Blättchen, die  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  der Länge des Receptaculums erreichen, das aus 2—3 wohlverwachsenen, fleischigen Schuppen besteht, deren freie Spitzen fleischig, spitz sind; eine Schuppe des Receptaculums übertrifft gewöhnlich die anderen etwas an Länge und bildet das Carp. (Fig. *H*).

Oder aber eines der beiden Blättchen nimmt an der Bildung des Receptaculums teil, indem sein Fuß fleischig anschwillt und mit dem Receptaculum verwächst (Fig. J); Fig. K zeigt eine Blüte, bei der beide Blättchen sich an der Bildung des Receptaculums beteiligen; es sind dann zwei Schuppenpaare des Receptaculums in gekreuzter Stellung vorhanden; die äußeren weisen aber noch größere und dünne membranöse freie Spitzen auf, welche der Spreite der Blättchen am Fuß des Receptaculums entsprechen. Schließlich können auch die beiden Blättchen (Fig. L) zum Hauptbestandteil des Receptaculums werden, indem sie gleichmäßig beide sehr stark verdickt sind und Carp. bilden; das mit ihnen gekreuzte Schuppenpaar tritt in der Entwicklung gegen sie zurück. Mit Ausnahme der noch immer größeren Spreiten der Receptaculum-Schuppen ist dann kein wesentlicher Unterschied mehr gegen das Receptaculum der Arten von *Podocarpus* vorhanden, denen diese beiden Blättchen ständig abgehen. Ich betone, daß diese Variationen nur bei *P. spinulosus* und *P. Drouynianus* auftreten, bei allen anderen Arten heben sich die abfalligen Blättchen scharf vom Receptaculum ab oder fehlen gänzlich.

Bei der Reife des Samens schwollt das Receptaculum gewöhnlich beträchtlich an, worauf später noch hingewiesen werden wird.

Die Ausbildung eines Receptaculums zeigt auch die ♀ Blüte der kleinen Sektion *Dacrycarpus* von *Podocarpus*, welche in dem vegetativen Teil besonders an *Dacrydium* erinnert, sowie in der Tatsache, daß die Blüten an Laubzweiglein endständig sind. Das Receptaculum ist am Zweiglein terminal und besteht aus den Basen zweier Blätter; die Lamina des einen, des Carp., ist mit der Samenanlage in seiner ganzen Länge verwachsen; die Spreite des anderen, der Samenanlage gegenüberstehenden ist steril, bedeutend kürzer und in einen schmal zylindrischen Körper umgebildet, welcher frei an der Spitze des derben, mit warzenförmigen Vorsprüngen bedeckten Receptaculums steht. Seltener besteht das Receptaculum bei dieser Gruppe aus 3 Schuppen mit einem fertilen Carp.

In der Sektion *Nageia* wird bei einigen Arten ein Receptaculum ausgebildet, bei anderen nicht. So besteht z. B. bei *P. nagi* (Fig. 134) die ♀ Blüte aus einem bis 1 cm langen holzigen Zweiglein, das nur kleine abfallige Schuppenblätter trägt, von denen das oberste, ca. 3 mm lange als Carp. fungiert. Bei *P. Wallichianus* (Fig. 134 B) ist dagegen der obere Teil des Zweigleins durch die angeschwollenen Basen der Schuppenblätter zu einem Receptaculum verdickt, an dem die häutigen Spreiten der Schuppenblätter ca. 2 mm lang frei abstehen; auch diese Art hat nur ein Carp. Doch kann diese Receptaculumbildung kaum mit derjenigen in der Sektion *Eupodocarpus* verglichen werden, da der Stiel des Receptaculums nicht nackt ist, sondern Rudimente von Schuppenblättern trägt, und da die Schuppen am Receptaculum in größerer Anzahl in spiraliger Folge, nicht gekreuzt stehen.

2. *Epimatum* und *Samenanlage*. Die Carp. tragen bei allen Podocarpaceen nur je eine Samenanlage oberseits, die meist mit einer Excrescenz des Carp., dem Epimatum (von *επί* und *ματον*), in wechselnde Verbindung tritt. Diese Tatsache macht es erforderlich, das Epimatum, trotzdem ich es als einen Teil des Carp. ansehe, im Zusammenhang mit der Samenanlage zu betrachten. Zum Verständnis dieses Zusammenhangs ist es notwendig, von Formen auszugehen, bei denen das ursprüngliche Verhältnis zwischen Epimatum und Samenanlage noch rein hervortritt, wie bei den Gattungen *Microcachrys* und *Saxegothaea* (Fig. 121).

Bei *Microcachrys* sitzt die ältere Samenanlage an der Mitte des Carp. auf (Fig. 121 D) und ist bis auf die schwach vorgestreckte Mikropyle von einem weißlichen Mantel umgeben, der rings um die Ansatzstelle der Samenanlage herum (nach der Spitze des breiten Carp. zu) mit einem schmalen Rande festgewachsen ist und sowohl nach oben zu wie an den Rändern ziemlich breit eingeschlagen ist. Dieser Mantel ist das Epimatum. Die Samenanlage liegt dem Carp. auf, die gezähnelt eingeschnittene Mikropyle ist nach der Basis des Carp. zu gerichtet. In der jungen Blüte ist (nach Stiles) die Samenanlage nahe der Spitze des Carp. inseriert und aufrecht; das Epimatum umgibt die Samenanlage nur außen. Die umgekehrte Stellung der Samenanlage kommt erst später durch nachträgliches basales Wachstum des Carp. zustande. Das Epimatum bleibt bei weiterer Entwicklung der Samenanlage häutig und vergrößert sich kaum; schließlich umgibt es nur noch die Basis des Samens (Fig. 121 J, K). Ähnlich sind die Verhältnisse bei *Saxegothaea*.

*gothaea*; bei dieser Gattung liegt die sehr kleine Samenanlage in einer tief eingeschnittenen Grube nach der Basis des Carp. zu, von deren Spitze sie herabhängt, außen von dem Epimatium bedeckt (Fig. 121 C, a, c), das nach innen herumgeschlagen die Samenanlage wie ein Mantel bis zu  $\frac{1}{2}$  oder  $\frac{2}{3}$  des Umfangs umgibt. In jungen Stadien steht die Samenanlage nahe dem Grunde des Carp. aufrecht, so daß die Mikropyle gegen die Rückseite des vor ihr stehenden Carp. gerichtet ist. Durch sekundäres Wachstum des Carp. wird die Samenanlage allmählich mehr einwärts gegen die Blütenachse gewendet und auch durch das basale Dickenwachstum des Carp. mehr und mehr in dieses eingesenkt. Zur Zeit der Bestäubung ist die Samenanlage schon ganz umgewendet. Zwei Tatsachen

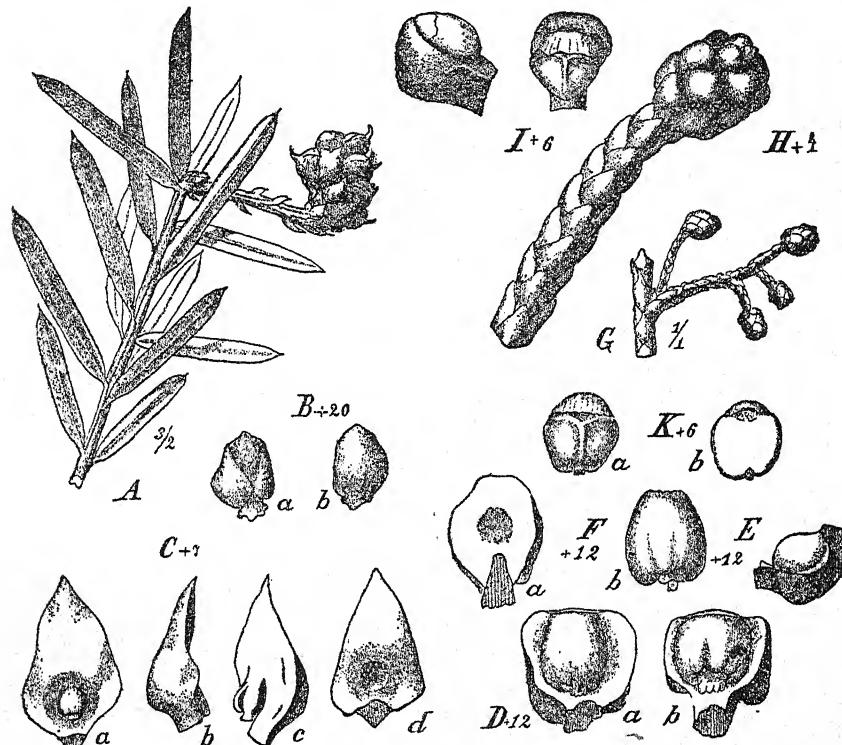


Fig. 121. A-C *Saxegothaea conspicua* Lindl. A Zweig mit Frucht. B Samenanlage vom Rücken (a) und von vorn (b). C a Carpell mit Samenanlage. b Carpell von der Seite. c im Längsschnitt. d nach Entfernung der Samenanlage. — D-K *Microcachrys tetragona* (Hook.) Hook. f. D Carpell mit Samenanlage. E von der Seite. F a Carpell nach Entfernung der Samenanlage. b Samenanlage mit Epimatium. G-H Weiblicher Zweig. J Carpell mit Samen von der Seite und von vorn. K Samen von vorn und vom Rücken. (Nach Pilger in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 41., Fig. 3.)

erfordern bei den eben beschriebenen Verhältnissen besondere Aufmerksamkeit: die Samenanlage ist der Fläche des Carp. angewachsen, später mit der Mikropyle nach dessen Basis gewandt; das Epimatium ist gleichfalls dem Carp. angewachsen und um die Samenanlage herumgeschlagen, ohne mit ihr in einem festeren Zusammenhang zu stehen. Dieser Zusammenhang wird bei *Dacrydium* erreicht in mannigfachen Übergängen bis zu *Podocarpus*; das Epimatium erhält eine wechselnde Ausbildung und die Samenanlage tritt mit ihrer Ansatzstelle vom Carp. auf das Epimatium über.

Den ersten Schritt zu dieser Entwicklung zeigt *Dacrydium cupressinum*, dessen ♀ Blüten in verschiedenen Stadien Fig. 122 bringt. Das Carp. trägt, im unteren Teil mit ihm verwachsen, ein stark ausgebildetes Epimatium, das weiterhin frei, in sich gebogen und mit einer weiten Öffnung nach der Basis des Carp. zu gewandt ist (Fig. 122 C, D, E). Die Samenanlage ist nicht der Fläche des Carp. selbst, sondern dem Epimatium breit angewachsen und hängt von der Spitze der Krümmung, die das Epimatium bildet, frei herab,

schräg etwas nach außen gewandt; das Integument ist ziemlich dickfleischig und läuft in die breit geöffnete Mikropyle aus. Die Samenanlage ist von dem Epimatium vollständig umhüllt, nur die Spitze der Mikropyle tritt hervor (Fig. 122 B, c, C, a, b). Im weiteren Verlauf der Entwicklung richtet sich die Samenanlage aus ihrer gesenkten Stellung mehr und mehr auf, drückt das Epimatium dadurch rückwärts gegen das Carp. und erweitert seine Öffnung. Schließlich steht der reifende Same schräg nach oben gewandt und ist nur an der dem Carp. zugewandten Seite an der Basis von dem wenig vergrößerten Epimatium umgeben (Fig. 122 F), doch zeigt auch hier der Längsschnitt, daß er ziemlich breit dem Epimatium, das das Carp. selbst an Länge übertrifft, aufsitzt. Denselben Typus repräsentieren eine größere Anzahl von Arten von *Dacrydium* mit ± großen Abweichungen,

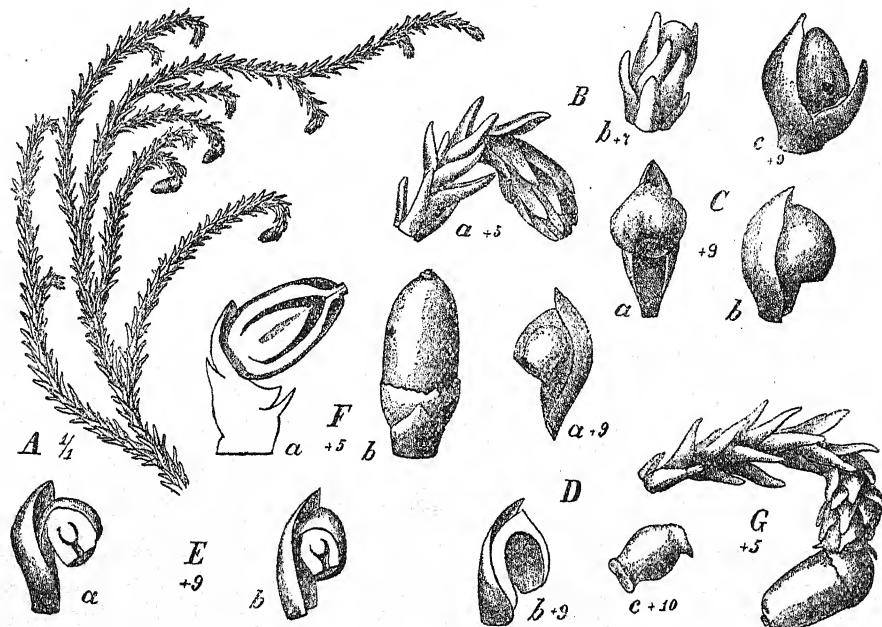


Fig. 122. *Dacrydium cupressinum* Sol. A Zweig mit Früchten. B a Zweigende mit jüngerer ♀ verborgener Blüte. b und c Spitze mit Carpell und Samenanlage. C a Carpell mit Samenanlage. D a Carpell mit Samenanlage und Epimatium, vorderer Teil des letzteren abgeschnitten. b Carpell und Epimatium (durchschnitten) nach Entfernung der Samenanlage. c Samenanlage. E a und b Carpell mit Epimatium und Samenanlage (durchschnitten). F und G Frucht, bei F' im Längsschnitt. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 54, Fig. 6.)

wie Fig. 118 zeigt. — So deutlich auf das Epimatium heraufgerückt erscheint die Samenanlage nicht immer, das Epimatium ist öfters nur kurz dem Carp. angewachsen und an dieser gemeinsamen Stelle steht die Samenanlage, z. B. bei *D. araucariooides* (Fig. 118 F, d, e, f). Bei *D. Fonki* und anderen ist schon im jüngeren Stadium die Samenanlage fast senkrecht nach oben gewandt, wobei dann die Mikropyle selbst scharf nach abwärts gekrümmkt ist. Einen weiteren Fortschritt in der angegebenen Richtung der Verbindung von Epimatium und Samenanlage zeigen *D. falciforme* (Fig. 123 D—G) und *D. taxoides* (Fig. 123 H—L). Das einzige Carp. trägt bei *D. falciforme* in seinem mittleren Teile ein breit angewachsenes Epimatium, das nach oben zu in eine freie Spitze ausläuft, welche die Länge des Carp. erreicht und mit seinem unteren Teile die abwärts gewandte Samenanlage mantelförmig umgibt, welche in der vom Epimatium gebildeten Höhlung frei herabhängt (Fig. 123 F, E). Diese freie Spitze des Epimatiums ist entsprechenden Bildungen bei *Podocarpus* durchaus ähnlich, nur überragt sie nicht das Carp. Bei weiterer Entwicklung richtet sich die Samenanlage bis zur horizontalen Stellung auf, wobei die Spitze des Carp. zurückgebogen und das Epimatium dem Carp. angepreßt wird, während die Spitze der Samenanlage aus der Höhlung heraustritt (G).

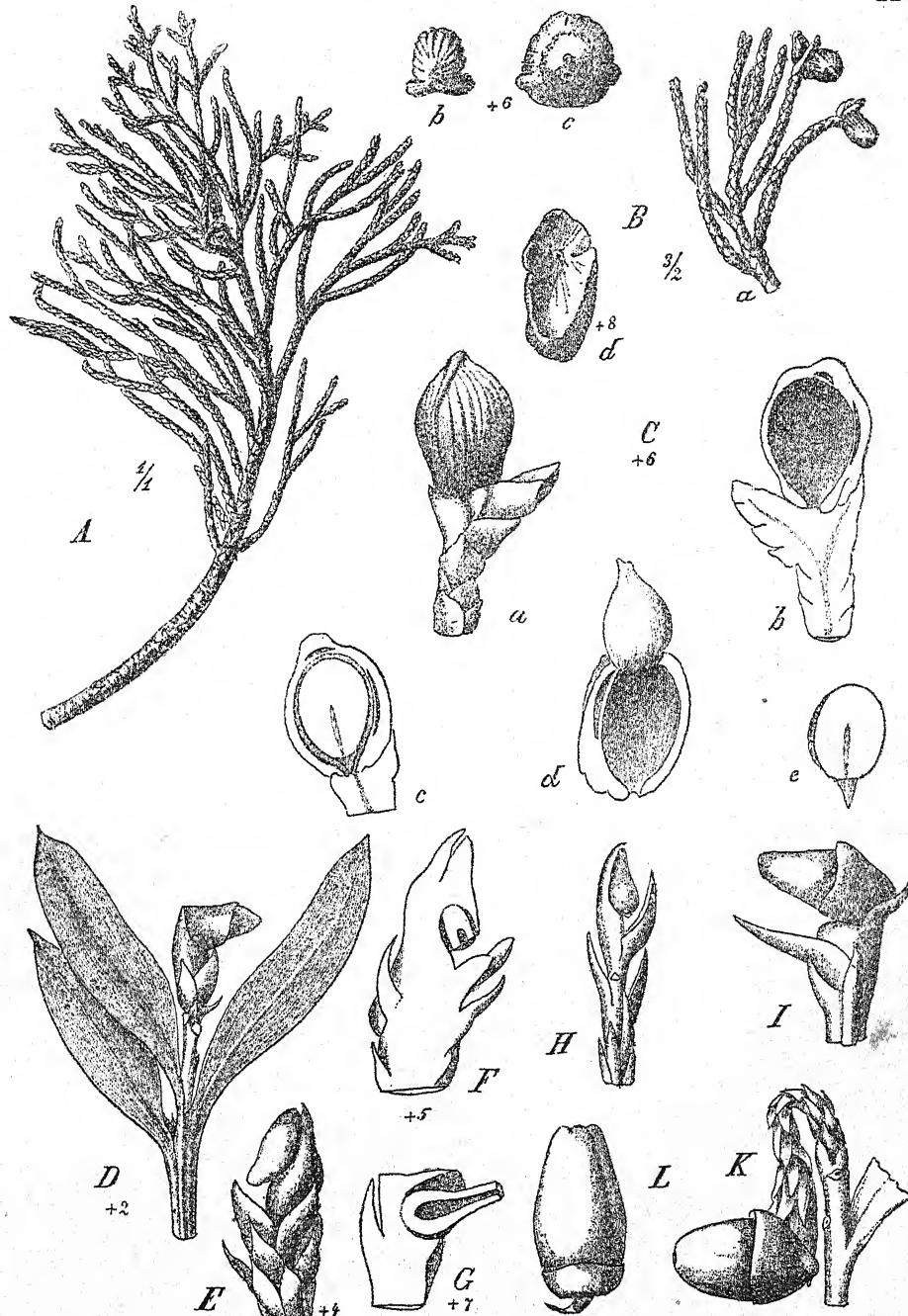


Fig. 123. A-C *Dacrydium Bidwillii* Hook. f. A Habitus. B a ♀ Zweig. b und c Samenanlage und Samen, Epimatum von unten gesehen mit Mikropyle. d Carpell nach Wegnahme der Samenanlage und Achsenende. e Spitzte des ♀ Zweiges, Samenanlage mit Epimatum, b im Längsschnitt, Samenanlage entfernt. c Samenanlage mit Epimatum im Längsschnitt. d Carpell mit dem Integument, letzteres nach oben geschlagen. e Nucellus. — D-G *Dacrydium falcatiforme* (Parl.) Pilger. D ♀ Zweig, ältere ♀ Blüte. E ♀ Blüte am Zweigende. F Dies. im Längsschnitt. G Carpell mit Epimatum und Samenanlage im Längsschnitt. — H-L *Dacrydium taxoides* Brongn. et Gris. H Zweigende mit jüngerer ♀ Blüte. I Samenanlage weiter entwickelt. K Frucht am Zweigende. L Same mit Carpell. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5 p. 47, H-L nach Brongniart und Gris).

Den Übergang zu *Podocarpus* vermittelt schließlich eine Gruppe von nahe verwandten Arten von *Dacrydium*, als deren Vertreter hier *D. Bidwillii* beschrieben wird. (Vgl. Fig. 123 A—C.) Die Samenanlage bleibt hier bis zur Samenreife vom Epimatium eingeschlossen, dessen Wachstum mit dem des Integumentes gleichen Schritt hält. Dadurch, daß die junge Samenanlage zwischen Fruchtblatt und Achse steht, wird eine Höhlung geschaffen, in welche die junge Samenanlage zuerst hineinpaßt. Wenn sie sich vergrößert, so tritt sie aus dieser Höhlung mehr heraus und drängt das Carp. nach außen. An der Stelle, bis zu der die Samenanlage in der Höhlung saß, erhebt sich ein wulstiger Rand, der durch stärkeres Wachstum des außerhalb liegenden Teiles zustande kam und rings um die Samenanlage herumläuft (Fig. 123 C, a). Äußerlich ist überhaupt nur das Epimatium sichtbar, von dem das Obengesagte gilt. Das dicklederige, gestreifte Epimatium ist nahe der Basis des Carp. angewachsen, und zwar an einer sehr kleinen, rundlichen Stelle (Fig. 123 B, b, c, d), es breitet sich aber sofort mit einer flachen Basis aus; es ist in sich vollständig gebogen, die schmale Öffnung liegt der kleinen Anwachstumsstelle nahe dem Grunde des

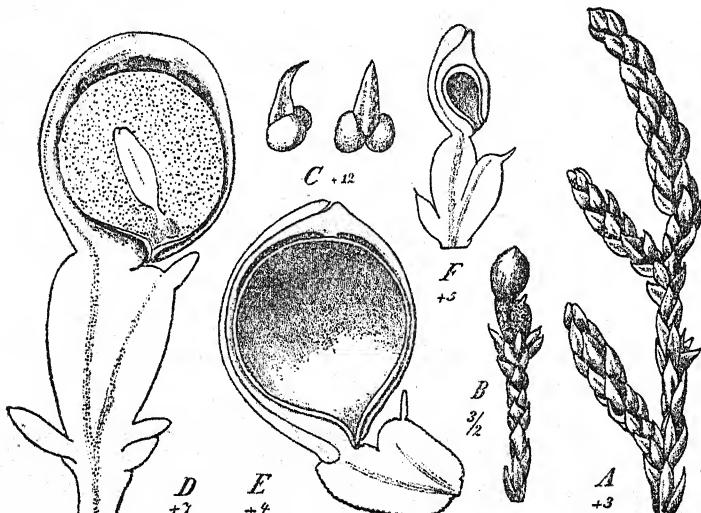


Fig. 124. A—D *Podocarpus dacrydioides* Rich. A ♂ Zweig mit terminalen Blüten. B ♀ Blüte am Zweigende. C Staubblatt. D Frucht im Längsschnitt. — E *P. imbricatus* Blume. Frucht im Längsschnitt. — F *P. Vieillardii* Parl. ♀ Blüte im Längsschnitt. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5 p. 57.)

Carp. dicht gegenüber (C, b). Sie ist an jüngeren Samenanlagen länglich spaltenförmig, wird aber dann im Gegensatz zu dem wachsenden Epimatium nicht größer (B, c). Die Samenanlage selbst hängt gerade von der Spitze der Höhlung, die das Epimatium bildet, herab; das Integument ist dem Scheitel der Höhlung ziemlich breit angewachsen, ist aber im übrigen Teile mit dem Epimatium nicht verwachsen, sondern völlig frei (C, d illustriert dieses Integument zurückgeschlagen); das Integument ist dünn, häutig, die Mikropyle tritt aus der kleinen Öffnung, die das Epimatium nahe der Basis des Carp. läßt, etwas heraus und liegt hier, von außen nicht sichtbar, der Achse auf (C, c). Bei der Reife des Samens ändern sich die Verhältnisse wenig, das Integument bleibt häutig.

Von dieser Bildung ist bis zu den Blüten von *Podocarpus* nur ein Schritt. (Birbal Sahni will *Dacrydium Bidwillii* und einige Verwandte wegen der dauernd umgekehrten Stellung der Samenanlage auch zu *Podocarpus* stellen.) Wäre das Integument mit dem Epimatium fest verwachsen, so wäre ein prinzipieller Unterschied gegen *Podocarpus* nicht vorhanden; die Arten stehen wegen ihres sonstigen Verhaltens und wegen des freien Integumentes den übrigen Arten von *Dacrydium* näher als der Gattung *Podocarpus*, doch zeigen sie am besten, wie die Ausbildung der ♀ Blüte in allmäßlichen Stufen bis zu *Podocarpus* fortschreitet. Es liegt nahe, die Blütenbildung von *Podocarpus* hiermit zu vergleichen: wir haben ein in sich vollständig gebogenes Epimatium, das nur eine Öffnung läßt, aus der die Mikropyle des Integuments hervorsieht, das von der Spitze der Höhlung

des Epimatiums gerade herabhängt. Epimatium und Integument sind aber bei *Podocarpus* vollständig verwachsen. Häufig ist die Öffnung, die das Epimatium läßt, ziemlich lang, spaltenförmig, z. B. bei jungen Blüten von *P. macrophyllus* subsp. *maki*, das Epimatium ist genau so mantelförmig um das Ovulum herumgeschlagen, wie bei *Dacrydium cupressinum* z. B.

Die beiden Tatsachen, die die ♀ Blüte von *Podocarpus* charakterisieren, sind die Verwachsung des Epimatiums mit dem Integument und die freie endständige Stellung der Samenanlage mit ihrem Epimatium, das das gewöhnlich sehr reduzierte Carp. bedeutend überragt (Fig. 119 b).

Von letzterem Verhalten macht die Sektion *Dacrycarpus* eine Ausnahme. Hier ist das breite Carp. dem Epimatium vollständig angewachsen und überragt dasselbe mit einem kurzen, stumpfen Ende (Fig. 124). Die Verdickung, die das angewachsene Carp. an der einen Seite der Samenanlage bildet, ist bei jüngeren Blüten deutlich an der herumlaufenden Kante zu erkennen; später nimmt das Carp. die Consistenz des Epimatiums vollständig an und ist am Samen kaum noch durch eine schwache Randbildung zu unterscheiden. Von dieser Gruppe abgesehen, überragt bei *Podocarpus* das Epimatium das Carp. bedeutend, und die kurze, fleischige Spitze des Carp. ist vom Epimatium frei.

Die Samenanlagen der *Podocarpus*-Arten (mit Epimatium) sind meist ellipsoidisch, seltener völlig kugelig. Häufig ist das Epimatium in einen deutlichen Fortsatz ausgezogen (Fig. 119 B). Es verschmälert sich entweder allmählich in diesen stumpfen Fortsatz (z. B. *P. spicatus*) oder der stumpfe kurze Fortsatz ist gegen das abgerundete obere Ende der Samenanlage gut abgesetzt. Das ist besonders bei älteren Samenanlagen und Samen der Fall, da diese Spitze, in die die junge Samenanlage mehr gleichmäßig ausgezogen ist, sich nicht entsprechend der Dickenzunahme der Samenanlage vergrößert. Die lang ausgezogene Spitze ist bei *P. Vieillardii* (Fig. 124 F) mit dem Carp. völlig verwachsen; das Bild erinnert sehr in der Ausbildung des Carp. und des Epimatiums an *Dacrydium falciforme*, nur daß dort beide getrennt sind. Die Mikropylenöffnung liegt bei den *Podocarpus*-Arten stets dicht an der Basis, der Ansatzstelle des Epimatiums nach dem Carp. zu gewandt gegenüber. Nur die Mikropylen-Gegend ist vom Epimatium frei, und die Mikropyle tritt häufig kurz zylindrisch über das Epimatium hervor. Völlig in die Höhlung des Epimatiums zurückgezogen ist die Mikropyle bei Arten der Sektion *Stachycarpus*. So zeigt z. B. der Querschnitt der Samenanlage von *P. andinus* (Fig. 129), daß das Integument mit dem Epimatium eng verwachsen ist bis auf den oberen Teil, der in eine schmale Mikropyle ausgezogen ist, die frei in der Höhlung des Epimatiums liegt, ohne den schmalen Spalt zu erreichen, den das Epimatium läßt.

Wurde im bisherigen die allmäßliche Entwicklung des Epimatiums und sein wechselndes Verhältnis zur Samenanlage beschrieben, so liegt in *Pherosphaera* eine Gattung vor, der das Epimatium völlig fehlt; dabei ist die Samenanlage aufrecht wie in späteren Stadien bei *Dacrydium* (Fig. 125). Die Blüten sind nach Art von *Dacrydium* an kurzen Zweigen endständig und nickend. Sie bestehen aus einer Anzahl von Carp., die sich von den Schuppenblättern des Zweigleins in ihrer Form wenig unterscheiden. Diese fleischigen Carp. sind im unteren Teil ziemlich stark ausgehölt; die junge Samenanlage, die am Grunde des Carp. fast axillär steht, liegt mit der Außenseite dieser Höhlung an und ist kleiner als das Carp.; der Same wird länger als das Carp. Schon im jungen Stadium ist die Samenanlage etwas schräg aufrecht und ist von einem Integument umgeben, das allmäh-

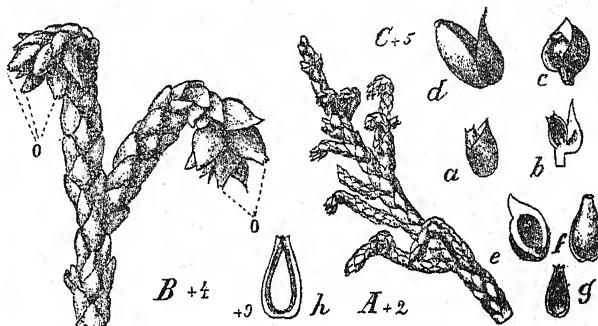


Fig. 125. *Pherosphaera Hookeriana* Archer. A und B ♀ Zweig. o Samenanlagen. C-a-c Carpell mit Samenanlage (b im Längsschnitt), d Carpell mit Samen, e Carpell, f Same, g und h ders. im Längsschnitt. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 40.)

lich in eine etwas gezähnelte Mikropyle ausläuft. Das Integument gliedert sich in eine äußere, häutige und in eine innere etwas derbere Schicht, die sich beim Reifen des Samens verstärkt. Beide hängen nur an der Mikropyle zusammen und sind sonst deutlich voneinander getrennt, was bei verschiedenen Autoren zu der Mutmaßung geführt hat, daß die äußere, zart häutige Schicht das Epimatium vertritt. Die Annahme ist zu verwerfen, da die äußere Haut rings die Samenanlage umgibt, da ferner die Samenanlage aufrecht ist und die Mikropyle durch beide Schichten gemeinsam gebildet wird. Beide Schichten sind vielmehr als ein einziges Integument aufzufassen, das schon bei jungen Samenanlagen eine dünne Haut abgliedert.

Zweifelhaft in bezug auf die Ausbildung des Epimatiums ist die neukaledonische Gattung *Acmopyle* (Fig. 128), von der jüngere Stadien der ♀ Blüte bisher nicht bekannt sind. In bezug auf die Ausbildung eines gestielten Receptaculums und einer großen, das kleine Carp. weit überragenden Samenanlage zeigt sie Ähnlichkeit mit *Podocarpus*, doch ist kein den Samen umhüllendes Epimatium wie dort vorhanden. Meist nur ein Schuppenblatt des Receptaculums wird zum Carp. Die kleine, zweilippige, am reifenden Samen wenig auffällige Mikropyle liegt oben, dem Grunde (in der Nähe des Carp.) fast gegenüber oder etwas nach der dem Carpell abgewandten Seite geneigt. Die Samenschale besteht aus einer fleischigen äußeren Schicht, einer starken Steinschicht und einer dünnen inneren Schicht. Auffallend ist, daß auf der Carpellseite im unteren Teil bogig ein schwach vorspringender Rand verläuft, der sich nach dem Grunde des Samens beiderseits herumzieht. Wahrscheinlich markiert sich hier das Epimatium, das ähnlich wie bei *Dacrydium* breit und viel kürzer als der Same, aber diesem völlig angewachsen ist. Vielleicht ist ebenso wie bei *Dacrydium* die junge Samenanlage stärker eingebogen. Birbal Sahni, der die Gattung näher studierte, neigt dagegen mehr zu der Ansicht, daß der Rand dem so häufigen Fortsatz des Epimatiums bei *Podocarpus* entspricht (vgl. S. 229) und daß das Epimatium vollständig die Samenanlage umgibt und vollständig mit dem Integument verwachsen ist, sogar in der Gegend der Mikropyle, an deren Bildung es teilnimmt. Mir scheint diese Deutung abzulehnen zu sein wegen der aufrechten Stellung des Samens; sonst umgibt bei den Podocarpaceen niemals das Epimatium von unten her von allen Seiten die Samenanlage.

Weiter ab stehen in bezug auf den Bau der ♀ Blüten die Phyllocladoideen (Fig. 116). Die Carp. erzeugen nur eine aufrechte Samenanlage, die in jüngerem Stadium nur an der Basis von einem kleinen ringförmigen Wall umgeben ist, der später zu einer weißlichen, derbhäutigen Cupula (Arillus) auswächst, die bei *Ph. aspleniifolius* die Länge des Samens erreicht und im oberen Rande unregelmäßig gelappt und gekerbt ist. Dieser Arillus ist auch mehrfach als Homologon der Fruchtschuppe gedeutet worden, wogegen seine späte und schnelle Entwicklung spricht, sowie die Tatsache, daß er den aufrechten Samen gleichmäßig umgibt. Auf diese Kontroversen wird bei der allgemeinen Betrachtung der Verwandtschaftsverhältnisse der Coniferengruppen näher eingegangen. Die Carp. zeigen bei *Ph. aspleniifolius* deutlich eine kreuzgegenständige Stellung; sie sind zu einigen Paaren in eine Blüte vereinigt (Fig. 116 L); die fleischige Blütenachse setzt sich über die Carp. fort. Die fleischigen, am oberen Rande abgerundet abgeschnittenen Carp. bilden mit der fleischigen Achse Höhlungen, deren Basen den Samenanlagen aufsitzten; die Scheidung von Carp. und Achse ist nicht deutlich, doch sind die Samenanlagen stets auf ein Carp. zu beziehen. Die gegenständige Stellung der Carp. ist in älteren Blüten, wenn mehrere von den Samen zur Entwicklung kommen, nicht mehr deutlich, noch weniger ist dies der Fall bei *Ph. glaucus*, dessen Blüte zahlreiche Carp. enthält, oder bei *Ph. alpinus*. Die Blüte der letzteren Art (Fig. 116 F, G) entwickelt nur 1—2 Samenanlagen, die Schuppen sind zu einem unregelmäßig kugeligen, höckerigen Gebilde verwachsen, an dem die einzelnen sterilen Schuppen nicht zu unterscheiden sind. Die Samenanlage sitzt in einer Grube, die das fleischige Carp. mit der Achse bildet; auch der Same ist noch bis zu  $\frac{2}{3}$  seiner Länge in diese Grube eingesenkt. Die kleinen Samen sind zweikantig, zusammengedrückt, oben meist breit abgerundet und mit einer kurzen abgesetzten Spitze der Mikropyle versehen. Die Blüten stehen entweder wie bei *Ph. aspleniifolius* in den Achseln kleiner Schuppenblätter an der Basis von später austreibenden Sprossen, oder sie sitzen wie bei *Ph. alpinus* an Phyllocladien in der Achsel eines rudimentären, zahnförmigen Blattes, oder sie ersetzen völlig Phyllocladien, wie bei *Ph. glaucus*. Hier stehen an den durch ein Phyllocladium abgeschlossenen Kurztrieben an Stelle der seitlichen Phyllocladien 4—7 gestielte Blüten

in den Achseln kleiner Schuppenblättchen, die an dem Blütenstiel ± weit heraufwachsen (Fig. 116 A—C).

Betreffend die Verwachsung des Integumentes mit dem Nucellus der Samenanlage ist folgendes zu bemerken. Bei *Saxegothaea* ist der Nucellus bis zum Grunde vom Integument frei und wird von ihm nicht völlig eingeschlossen, sondern wächst durch die Mikropyle hindurch und erweitert sich über ihr knopfartig. Dieser breite, aus der breiten Mikropyle hervorragende Nucellus-Gipfel zeigt an der Oberfläche eine leichte Sekretion. Er spielt also die Rolle einer Narbe, der er auch in der Form gleicht; dadurch wird die durch die Lage der Samenanlage schwierige Bestäubung erleichtert. Ebenso ist bei *Dacrydium* und *Phyllocladus* der Nucellus frei vom Integument, dagegen sind bei *Acmopyle* und *Podocarpus* beide ± miteinander verwachsen (Fig. 119 b), bei *Eupodocarpus* kann der Nucellus bis zur oberen Hälfte frei sein.

3. Der Gefäßbündel-Verlauf in der ♀ Blüte der Podocarpaceen. Die Achse der ♀ Blüte zeigt einen Ring von Gefäßbündeln mit je einem Harzkanal; ein Bündel wird in jedes Carp. abgegeben; von ihm gehen für die Versorgung der Samenanlage zwei Bündel aus mit umgekehrter Orientierung von Xylem und Phloem. Diese Bündel können vom Carp.-Bündel ± unabhängig werden, also tiefer aus der Achse ohne direkten Zusammenhang mit dem Carp.-Bündel entspringen; das gilt besonders für *Podocarpus*. Bei *Saxegothaea* ist der Verlauf folgender: Von der Blütenachse geht für das Carp. ein Bündel mit Harzkanal von der Achse aus; ein wenig oberhalb der Insertion des Carp. zweigen sich davon nach der Innenseite zu zwei kleinere Bündel ab, die in bezug auf die Lage des Xylems und Phloems umgekehrt orientiert sind wie das Carpellbündel. Sie dienen der Ernährung der Samenanlage und nehmen Richtung auf diese zu. Nach ihrer Abgabe teilt sich das Hauptbündel in eine Anzahl von Zweigen, die sich in einem Bogen anordnen; die randständigen Zweige, sich nach innen krümmend und umgekehrte Orientierung gewinnend, verstärken die Gruppe der Samenanlagenbündel. Weiter oben vereinigen sich die Carpellbündel wieder in ein einziges, das bis nach dessen Spitze verläuft; das Carp. hat also nach oben zu wie die sterilen Schuppen ein einzelnes Bündel. Neben dem Hinzufügen einiger Zweige der Carpell-Gruppe wird die Samenanlagengruppe auch noch durch Teilung einer der beiden ursprünglichen Bündel vermehrt. Schließlich aber findet wieder Vereinigung statt, und in der Basis der Samenanlage sind nur zwei Bündel vorhanden, während ein drittes kleineres bis dicht heranreicht. Nach Tison kann aber der Bündelverlauf auch viel einfacher sein: So können die beiden Samenanlagenbündel dauernd ungeteilt bleiben, während sich das Carpellbündel nur in die Zweige teilt, von denen die äußeren umgekehrte Orientierung gewinnen; ja es kann auch das Carpellbündel sogar ganz ungeteilt bleiben. Diese Variation bei derselben Art ist sehr bemerkenswert; eine bedeutende Komplikation kann neben sehr einfachem Verlauf vorhanden sein.

Das letztere entspricht dem, was für *Microcachrys* bekannt ist: Von der Blütenachse geht ein Gefäßbündel für das Carp. aus; kurz nach seinem Eintritt in das Carp. gibt es nach oben zu ein Bündel ab, das umgekehrt orientiert wird; beide liegen dicht beieinander. Schließlich geht das obere für die Samenanlage bestimmte Bündel in die Höhe, teilt sich nahe der Basis der Samenanlage, und die Zweige gehen in die Basis des Integumentes.

Bei *Dacrydium* spielt das Epimatium im Verhältnis zum Carp. eine immer größere Rolle, und so wird auch die Bündelversorgung in ihm allmählich eine reichlichere. Wie bei *Saxegothaea* und *Microcachrys* bleibt zunächst auch bei *Dacrydium*-Arten mit kleinerem Epimatium dieses von Gefäßbündeln frei. Bei *D. Franklinii* gibt das Carpellbündel zwei Bündel mit umgekehrter Orientierung ab, und zwar etwas über der untersten Basis des wenig herablaufenden Carp.; sie führen keinen Harzkanal und endigen unterhalb des Nucellus. Bei *D. cypresinum* gehen die beiden Bündel in die Basis des Epimatiums, auf dem die Samenanlage sitzt, und treten sofort in den Grund der Samenanlage ein, wo sie erlöschen; der ganze Mantel des Epimatiums besitzt keine Gefäßbündel. Anders bei *D. Bidwillii* mit seinem großen, um die Samenanlage herumgeschlagenen Epimatium. Hier gehen die beiden Bündel mit umgekehrter Orientierung durch dieses hindurch. Es zeigt sich hier schon die Regulation des Bündelverlaufs nach den Bedürfnissen der Ernährung. Die beiden Bündel sind zur Ernährung der Samenanlage da. Ist das Epimatium noch wenig entwickelt, steht die Samenanlage noch eigentlich auf dem Carp., so erhält es kein Bündel (*Saxegothaea*, *Microcachrys*). Bei den typischen Dacrydien, bei denen die Samen-

anlage auf der Basis des Epimatiums sitzt, gehen die Bündel direkt durch diese in den Grund der Samenanlage. Ist nun das Epimatium stark entwickelt und sitzen die Samenanlagen auf ihm (*Podocarpus*), so müssen die Bündel naturgemäß ins Epimatium eintreten, um zur Basis der Samenanlage zu gelangen, der sie zustreben. Somit erlöschen sie dann auch meist am Gipfel des Epimatiums. Ist dieses aber sehr stark entwickelt, so können noch Zweige der Bündel in dessen ventrale Seite zur weiteren Ernährung abgegeben werden. Einige Einzelheiten seien darüber noch mitgeteilt. Bei *Podocarpus totara* und *P. nivalis* (nach Sinnott) vereinigen sich die beiden Bündel, die sich vom Bündel des Carp. am Grunde abgezweigt haben, wieder, ein Bündel tritt in die Basis des Epimatiums ein, dann trennen sich die beiden Bündel wieder und laufen mit umgekehrter Orientierung (Xylem nach außen) im Epimatium entlang. In der Gegend der Basis der Samenanlage geben sie noch einen kleinen Zweig in diese ab und erlöschen dann an der stumpfen Spitze des Epimatiums. Reichlicher ist die Versorgung bei *P. elatus*. Hier teilt sich das aus der Vereinigung der beiden Bündel entstandene und in die Basis des Epimatiums eintretende Bündel in drei, die im Epimatium entlanglaufen; die beiden seitlichen geben dann vor der Spitze des Epimatiums noch vier Bündel ab, die an dessen ventraler Seite bis zur Gegend der Mikropyle herablaufen. Bei *P. spicatus* gehen die beiden Hauptbündel des Epimatiums bis in dessen ventrales Ende. Bei *P. vitiensis* (nach Gibbs) hat das Epimatium vier getrennte Bündel, die an seinem oberen Ende eine ringartige Ausbreitung am Grunde der Samenanlage erfahren und dann sich noch einmal teilen, so daß acht Zweige weiter herablaufen. Bei *P. nagi* (nach Styles) hat das Carp. eine Reihe von 4—5 Bündeln, ist also parallelnervig wie die Blätter; am Grunde des Epimatiums findet sich auch eine Reihe von 3—4 Bündeln, deren Teilung noch stärker als die bei *P. vitiensis* ist. Bei *P. dacrydiodes* sind Carp. und Epimatium verwachsen; ein Bündel geht ins Carp. und zwei mit umgekehrter Orientierung ins Epimatium; das Carpellbündel und die des Epimatiums gehen getrennt aus dem Gefäßbündelzylinder der Achse hervor. Die Tatsache, daß hier wie auch sonst bei *Podocarpus*-Arten keine Verbindung im Gefäßbündelsystem zwischen Carp. und Epimatium besteht, wird z. B. von Gibbs besonders hervorgehoben als Beweis dafür, daß keine Einzelblüte, sondern eine Infloreszenz mit fertilen Brakteen vorliegt. Wie steht es nun darmit? Bei *Saxegothaea* gehen die Bündel für die Samenanlage



Fig. 126. *Podocarpus totara*. Längsschnitt durch den weiblichen Zapfen. (Nach Sinnott, in Ann. of Bot. XXVII.)

deutlich vom Carpellbündel aus; auch bei *Dacrydium* sind die Bündel für die Samenanlage noch mit dem Carpellbündel im Zusammenhang, wenn sie sich auch schon früh trennen, dicht über dem Einschnitt, den die Basis des Carp. macht. Bei *Podocarpus* ist es ähnlich, oder aber die Bündel sind ganz voneinander getrennt. Im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung wird das immer stärker hervortretende Epimatium immer mehr mit Gefäßbündeln versorgt, zugleich wird auch die Selbständigkeit der Bündel immer größer. Wir müssen aber auf den Typus von *Saxegothaea* und *Microcachrys* in unserer Betrachtung zurückgehen. Ein ähnliches Verhältnis liegt bei *Araucaria* vor (vgl. dort).

**Embryologie.** In bezug auf den Gametophyten ist als wichtige Tatsache hervorzuheben, daß ebenso wie bei den Pinaceen und im Gegensatz zu den Taxaceen Prothalliumzellen gebildet werden; hiervon macht nur *Pherosphaera* eine Ausnahme, bei welcher Gattung keine Prothalliumzellen im reifen Pollenkorn vorhanden sind, das also nur 2 Kerne, den Pollenschlauchkern und den generativen Kern, enthält. Bei den anderen Gattungen werden zunächst zwei Prothalliumzellen abgeschnitten, doch können diese durch weitere Teilungen vermehrt werden. Bemerkenswert ist ferner, daß die Wände der Prothalliumzellen vergehen, die Kerne frei werden und in den Pollenschlauch mit den anderen Inhaltsbestandteilen zusammen einwandern. Bei *Saxegothaea* sind schon die Wände der ersten beiden Prothalliumzellen undeutlich, ihre Kerne teilen sich wiederum transversal oder nur der Kern der zentralen; Querwände sind nicht zu entdecken; die Tochterkerne können gut ausgebildet sein oder bald degenerieren. Bei *Microcachrys* sind vier Prothalliumzellen (durch antiklinale Teilung der beiden ursprünglichen Pro-

thalliumzellen) vorhanden oder auch nur drei, wenn eine Teilung ausbleibt. Das gleiche gilt für *Dacrydium*. Bei *Podocarpus* ist die Zahl der Prothalliumzellen wechselnd, bei einigen Arten werden bis 8 Zellen gebildet. *Phyllocladus* hat 2 Prothalliumzellen, deren zarte Wände bald verschwinden; der erste Prothalliumkern wird bald aufgelöst, der zweite persistiert. Sonst entspricht der generative Apparat dem üblichen Coniferen-Schema (vgl. bei Pinaceen). Der freie Kern des Pollenkernes teilt sich, um den Kern des Pollenschlauches und die generative Zelle zu bilden, die sich wieder in Stiel und Körperzelle teilt. Letztere teilt sich in zwei ♂ Zellen bzw. Kerne.

Was die Entwicklung des weiblichen Gametophyten angeht, so erfolgt durchschnittlich die Bildung des Embryosacks (Megaspore) wie bei anderen Coniferen. Bei *Pherosphaera* gehen aus der Megasporen-Mutterzelle drei Zellen in einer Längsreihe hervor, die potentiell Megasporen sind; in allen drei beginnt eine Prothallien-Entwicklung mit freien Kernen; die unterste Zelle wird aber bald am größten und wird zur funktionierenden Megaspore; nur in ihr entsteht celluläres Prothallium. Der Embryosack ist von einem Gewebe von plasmareichen Zellen (»spongy tissue«) zur Ernährung umgeben, das verschwindet, wenn er seine volle Größe erreicht. No rén betrachtet das von ihm bei *Saxegothaea* untersuchte Gewebe als mehrzelliges Archespor, dessen Zellen ihren ursprünglichen Charakter als Sporenmutterzellen verloren haben und zu einem Nahrungsgewebe für den jungen Embryosack geworden sind. Die Megasporenmembran ist bei *Phyllocladus* gut entwickelt und auch bei anderen Gattungen nachgewiesen (im Gegensatz zu den *Taxaceae*); bei *Pherosphaera* ist sie sehr dünn. Die Archegonien liegen einzeln, bei *Phyllocladus* sind 2—4 vorhanden, bei *Podocarpus* und *Dacrydium* 2—12 (*P. totara* 3—6, bei *P. dacrydioides* 5—12, *Dacrydium cupressinum* 3; bei Arten von *Podocarpus* § *Stachycarpus* sind 2—3 auffallend große, oft bis 2 mm lange Archegonien vorhanden); in gleicher Weise variiert die Zahl der Halszellen (bei *Phyllocladus* 4, bei *Podocarpus* von wenigen bis über 20), die in regelmäßigen Lagen oder in unregelmäßiger Gruppe angeordnet sein können. Eine Bauchkanalzelle wird nicht gebildet, doch ist für mehrere Gattungen beobachtet worden, daß ein Bauchkanalkern abgetrennt wird. Bei der Befruchtung kann, während der funktionierende ♂ Kern mit dem Eikern fusioniert, der zweite ♂ Kern zusammen mit mehreren Kernen aus dem Pollenschlauch im oberen Teil des Archegoniums beobachtet werden. Aus der befruchteten Eizelle entstehen bei *Phyllocladus* 8, bei *Podocarpus* 16 freie Kerne, ehe Wandbildung einsetzt. Der Proembryo besteht aus 3 Zell-Lagen; die unterste, aus der der Embryo hervorgeht, wird gewöhnlich nur von einer Zelle gebildet (für *P. dacrydioides* wird angegeben, daß anstatt dessen eine Gruppe von Zellen vorhanden ist), dann folgt eine Schicht von Zellen, die zu Suspensor-Schläuchen werden (etwa 7—14), schließlich eine ± entwickelte Schicht von Rosettenzellen. Über die Dauer der Entwicklung gibt Sinnott für einige Arten Angaben: Bei *Podocarpus totara* in Neuseeland werden die jungen ♀ Blüten Anfang Oktober sichtbar, die Bestäubung erfolgt Mitte des Monats, die Befruchtung in der zweiten Hälfte des November. Die Samenanlage hat dann  $\frac{2}{3}$  der Größe des reifen Samens. Reif werden die Samen im Februar. Viel längere Zeit, nämlich ungefähr 18 Monate, beansprucht die Entwicklung bei *P. ferrugineus* und *P. spicatus*. Die jungen ♀ Blüten erscheinen Anfang Oktober und werden 2—3 Wochen später bestäubt, aber der Embryosack ist erst befruchtungsreif im Januar des übernächsten Jahres. Der Same reift dann im März. Die Zeit zwischen Erscheinen der ♀ Blüten und Reife ist auch stark vom Klima abhängig, z. B. viel kürzer bei dem montanen *P. nivalis* als bei *P. elatus*.

**Frucht und Same.** Nur selten treten die Carp. zu einem Zapfen zusammen, der die Samen versteckt, meist bleiben bei den Podocarpaceen die Samen ebenso frei über den Carp., wie es die Samenanlagen sind. Einen vollkommenen Zapfen bildet *Saxegothaea* aus (Fig. 121). Die Frucht ist unregelmäßig rundlich, ca. 1 cm lang. Es sind in ihr nur wenige (etwa 5—6) Samen entwickelt, die übrigen Samenanlagen bleiben unentwickelt. Die zu den letzteren gehörigen Carp. verändern sich nicht viel, die Carp. der entwickelten Samen aber schwollen an der Basis stark an und umgeben verwachsend die reifen Samen vollständig, so daß diese nicht über das Fruchtblatt heraustreten. Die Frucht ist außen durchgehends mit einer lederig-harten Haut bekleidet, die aus den Carp. zusammengesetzt ist, deren freie Spitzen noch an der Frucht sichtbar sind. Die Samen liegen in Höhlungen in der Frucht, die sie völlig ausfüllen. Schließlich öffnet sich die Frucht, indem die einzelnen Carp. wieder breit auseinanderklaffen, so daß die Samen herausfallen können. Bei

der Zapfenbildung von *Microcachrys* werden die Samen nicht von den Carp. eingeschlossen, sondern treten mit ihrem Basalteil zwischen den Carp. hervor.

Sonst stehen die Samen frei und überragen die Carp. Bei *Dacrydium* und *Podocarpus* hängt die Ausbildung der Samenschale wesentlich davon ab, welchen Anteil das Epimatium an ihrer Bildung nimmt. Dieses bleibt entweder mit dem Integument dauernd verbunden und bildet mit ihm zusammen die Samenschale, oder die Samenschale wird nur vom Integument gebildet, der Same überragt das Epimatium an Länge und fällt meist aus dem Epimatium heraus.

Das letztere ist bei den meisten Arten von *Dacrydium* der Fall. So ist z. B. bei *D. cupressinum* (Fig. 122) die jüngere Samenanlage mit der Mikropyle nach unten gewandt und völlig vom Epimatium umgeben. Der reifende Same richtet sich auf und drückt das Epimatium und das Carp. nach rückwärts, bis er schließlich fast aufrecht steht; der Same ist eiförmig, mit einer dicken, vom Integument gebildeten Testa versehen, die ziemlich fest knochig ist, mit einer glänzenden Epidermisschicht. Die Mikropyle ist noch als kurzer gerader Fortsatz an der Spitze sichtbar. Das Epimatium bedeckt als derbe, lederige Schicht nur noch den inneren, dem Carp. zugewandten Teil der Samenanlage und ist nach außen offen; es erreicht ca. ein Drittel der Länge des Samens. Da das Epimatium mit dem Carp. breit verwachsen ist, bleibt es an diesem sitzen und der Same selbst löst sich vom Epimatium ab.

Ähnlichen Verhältnissen begegnen wir bei anderen *Dacrydium*-Arten, vgl. Fig. 118. Die Samen sind eiförmig oder breit eiförmig, an der Spitze kurz gerundet, mit abgesetzter Mikropyle. Diese ist bei mehreren Arten (z. B. *B*) ziemlich verlängert und scharf nach innen eingekrümmmt, auch beim Samen. Die Samen erscheinen durch ihr Aufrichten und ihre Vergrößerung über Carp. und Epimatium heraus am Zweiglein endständig (*E, c*), doch ist ihre Beziehung zu einem Carp. nicht zweifelhaft. Die Samen dieser *Dacrydium*-Arten sind im Querschnitt nicht kreisrund, sondern ± zusammengedrückt und zeigen 2 stumpfe Kanten.

Im Zusammenhang mit dem Samen bleibt das Epimatium bei *Microcachrys* und *Saxegothaea*. Während bei der erstenen Gattung das Epimatium die junge Samenanlage bis zur Spitze einhüllt, umgibt es als häutiger Saum nur die Basis des Samens; aus dem Integument allein wird die Testa des Samens gebildet. Der Same ist fast so lang als das Carp., im Umriss oval, und liegt dem Carp. mit der abgeflachten Unterseite auf (Fig. 121 *K, b*); die Oberseite ist gewölbt, lässt aber einen Kiel in der Mitte erkennen (*K, a*). Der Same löst sich mit dem Epimatium zusammen vom Carp. ab. Für den Samen von *Saxegothaea*, der in der Frucht eingeschlossen liegt, hat das Epimatium gleichfalls keine Bedeutung als schützendes Organ. Die ca. 4 mm langen Samen sind im Umriss oval, zusammengedrückt, mit 2 scharfen Seitenkanten versehen, an der Basis abgeflacht und hier von dem dünnen Häutchen des nicht fortgebildeten Epimatiums umgeben.

Den Schutz des Samens, den bei den bisher erwähnten Arten die aus dem Integument gebildete Testa übernahm, bildet das Epimatium bei den Arten von *Dacrydium*, die am nächsten an *Podocarpus* stehen, bei *Dacrydium Bidwillii* und Verwandten (Fig. 123 *C, a*).

Die Samen unterscheiden sich mehr in ihrer Größe als in der Struktur von der Samenanlage. Das Epimatium bleibt dick lederig; das häutige Integument verstärkt sich am Samen nicht, sondern behält dieselbe Konsistenz. Da das Epimatium, wie früher erwähnt, nur an einer kleinen Stelle an der Basis des Carp. festsitzt, so fällt es zusammen mit dem Samen, dessen schützende Hülle es bildet, ab, im Gegensatz z. B. zu *D. cupressinum*, bei dem das Epimatium breit angewachsen ist.

Bei der Gattung *Podocarpus* nimmt das mit dem Integument verwachsene Epimatium stets an der Bildung der Samenschale teil, deren äußere Schicht es ausmacht. In der Sektion *Eupodocarpus* schwilzt das Receptaculum unterhalb des Samens (Fig. 120) bedeutend an, häufig zu einem kugeligen oder breit zylindrischen Gebilde, dessen einzelne Schuppen kaum noch zu unterscheiden sind. Es enthält einen süßlichen Saft und fällt auch durch seine Farbe auf; diese wird immer als ein helles, freudiges Rot angegeben. Zweifellos dient es als Verbreitungsmittel, indem es von Vögeln gefressen wird, die so den anhaftenden Samen verschleppen. (Nach Gibbs soll das Receptaculum keine Beziehung zur Samenverbreitung durch Vögel haben, da es schon lange vor der Reife vorhanden ist; die Funktion soll dann vielleicht im Zusammenhang mit der Ernährung der jungen Samenanlage stehen, man könnte an ein Wassergewebe denken). Die geringste

Länge hat es bei *P. alpinus* und *P. nivalis*, nämlich 3—7 mm; gewöhnlich ist es ca. 1 cm lang, doch öfter auch bedeutend länger, für *P. elatus* wird eine Länge bis 25 mm angegeben.

Die Samen, deren am Receptaculum 1—2 stehen, sind fast kuglig oder ellipsoidisch. Ihr Längsdurchmesser schwankt in der Sektion *Eupodocarpus* von 5—16 mm (*P. alpinus*, *P. nerisiolius*). Die Samen sind entweder im oberen Teile völlig abgerundet, oder zeigen einen deutlich abgesetzten stumpfen, etwas unterhalb der Spitze stehenden Fortsatz, in den die Samenanlage mehr gleichmäßig verlief, der aber bei dem vergrößerten Samen scharf abgesetzt ist. Charakteristisch ist für die Sektion, daß meist am Samen Epimatium und Integument nicht sicher zu unterscheiden sind; beide zusammen bilden eine lederig-fleischige Testa des Samens (Fig. 120). Seltener ist die innere Schicht der Samenschale, die vom Integument herrührt, ziemlich knochig verhärtet, so bei *P. coriaceus*, bei welcher Art die Innenschicht 1 mm dick ist.

Die Sektion *Stachycarpus* entbehrt des Receptaculums; der Same, dessen Schale aus Integument und Epimatium gebildet ist, fällt leicht bei der Reife von dem im Verhältnis zum Samen meist äußerst kleinen Carp. ab. Die Samen erreichen bei dieser Sektion eine bedeutende Größe; am kleinsten sind sie bei *P. spicatus*, nur 8—9 mm im Durchmesser; gewöhnlich sind sie bedeutend länger, so bei *P. usambarensis* 2,5—3 cm lang, bei *P. Mannii* bis 3,5 cm lang, die größten Samen in der Gattung überhaupt. Die Form der Samen ist bei der Sektion *Stachycarpus* meist kuglig, doch sind sie z. B. bei *P. Mannii* birnförmig, mit bedeutend größerer Wölbung nach der Seite des Carp. zu. Allen Arten der Sektion aber ist gemeinsam die Ausbildung einer dicken Steinschale im Samen. Diese außerordentlich feste, holzige Innenschale erreicht z. B. bei *P. amarus* eine Dicke von 1,5—2 mm, bei *P. usambarensis* sogar eine Dicke bis zu 7 mm. Dabei ist eine gleich dicke oder noch stärkere fleischig-lederige Außenschicht des Samens bei den Arten vorhanden. Die innere Holzschicht der Samenschale geht ersichtlich aus dem Integument hervor, an der Basis des Samens ist immer noch eine feine Zuspitzung der Holzschicht zu sehen, die der Mikropyle entspricht, zugleich läuft hier noch ein feiner Strich an Stelle der Mikropyle über die Holzschicht hinweg. Auch sieht man z. B. bei *P. ustus* die Holzschicht, die hier ziemlich stark ist, in die über die äußere Samenschale hervortretende Mikropyle verlaufen.

Bei der Sektion *Dacrycarpus* nimmt auch noch das Carp., das, wie wir sahen, bis zur Spitze des Ovulums mit dem Epimatium verwachsen ist, an der Bildung des Samens teil. Bei *P. imbricatus* ist (Fig. 124 E) auch am Samen das angewachsene Carp. noch deutlich kenntlich; das schwach verholzte Integument ist dünn, zwischen ihm und dem Epimatium sind mehrere größere Harzlücken; bei *P. dacrydioides* (Fig. 124 D) ist die Verwachsung so vollkommen, daß am Samen die einzelnen Schichten nicht mehr deutlich unterscheidbar sind; das Integument ist im oberen Teile des Samens äußerst dünn, fast häutig, die großen Harzlücken liegen in der äußeren Samenschicht.

Die Samenanlagen und Samen der *Podocarpaceae*, die mit Ausnahme weniger Formen frei über das Carp. herausragen, bedürfen eines starken Schutzes. Diesen Schutz gibt seltener die aus dem Integument allein gebildete starke Samenschale; bei diesen Formen bildet das Epimatium als breit deckender Mantel nur einen Schutz für die junge Samenanlage; sonst aber bleibt meist das Epimatium dauernd mit der Samenanlage verbunden und nimmt an der Bildung der Samenschale Anteil. Zugleich ist bei diesen Formen die Mikropyle nach abwärts gewandt; dies ist bei den *Dacrydium*-Arten nur bei den jüngeren Samenanlagen der Fall, später, wenn der Same den Schutz des starken Integuments gewinnt, richtet er sich auf, was durch Zurückdrücken des Epimatiums geschehen kann; bei *Podocarpus*, wo beide fest verwachsen sind, ist ein Aufrichten des Samens überhaupt unmöglich. Die Tatsache, daß ein Teil des Carp., das Epimatium, mit dem Ovulum in dauernde Verbindung tritt, ist eine der wesentlichsten Eigentümlichkeiten, die sich bei den weiter entwickelten Gattungen der *Podocarpaceen* herausgebildet haben. Das Abfallen des Samens, dessen Schale von Epimatium und Integument gemeinsam gebildet wird, wird dadurch erleichtert, daß das Epimatium nur an kleiner, begrenzter Stelle am Carp. ansitzt, während es bei den Formen, bei denen der Same aus dem Epimatium herausfällt, breit angewachsen ist.

Bei Arten von *Podocarpus* findet sich im Samen ein außerordentlich langer Suspensorfaden des Embryo ausgebildet, so z. B. bei *P. amarus*. Die Länge des Fadens wurde hier bis 3 cm gemessen; der Faden, der in der Nähe der Mikropyle beginnt, liegt in einer wohlumschriebenen Höhlung im Endosperm und ist in engen Spiralwindungen schraubig ge-

dreht; er reicht ungefähr bis in die Mitte des Endosperms; hier im Zentrum liegt der winzig kleine Embryo, an dem keine Kotyledonen differenziert zu erkennen sind. Ganz ebenso ist der Embryo und Suspensorfaden bei *P. cupressinus* gebaut. Bei anderen Arten ist die Ausdehnung des Fadens geringer; so erstreckt sich der Embryo bei *P. dacrydioides* von der Nähe der Mikropyle durch das Endosperm bis zu  $\frac{3}{4}$  von dessen Länge, an der Mikropyle ist eine Grube, in der der zu einem Knäuel zusammen gewirrte, vom entwickelten Embryo leicht ablösbare und in dieser Zeit schon halbverrottete Suspensorfaden liegt. Am 2 mm langen Embryo sind die beiden Kotyledonen schon deutlich ausgebildet. Ebenso ist der Faden bei *P. nerifolius*, bei welcher Art der Embryo bis zur Mitte des Endosperms reicht. Die Größe des Embryo im Verhältnis zum Endosperm ist somit bei den *Podocarpus*-Arten recht verschieden.

Die Keimung erfolgt bei *Podocarpus* dadurch, daß zuerst das Würzelchen aus dem Samen heraustritt, während die Kotyledonen noch längere Zeit aneinander geschlossen teilweise im Samen verbleiben (vgl. Fig. 127). Zu dieser Zeit ist schon eine Knospe zwischen den beiden Kotyledonen entwickelt. Schließlich werden diese völlig aus dem Samen herausgezogen und breiten sich aus.

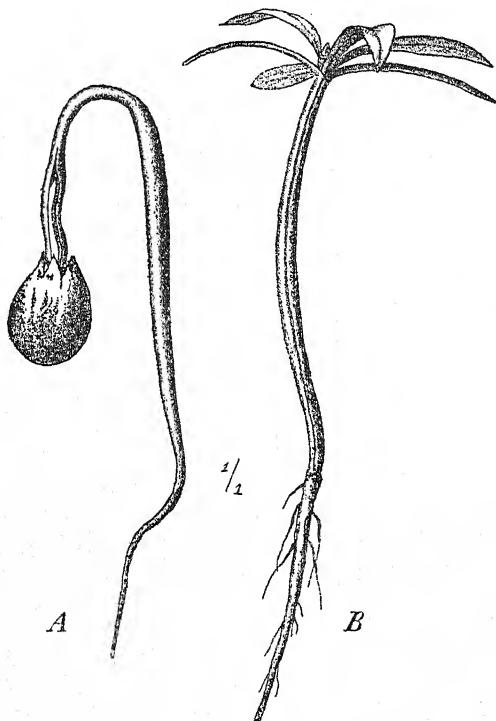
Viviparie bei *Podocarpus Makoyi* (*P. macrophyllus* subsp. *maki*) beschreibt Lloyd nach einem im Botanischen Garten in New York kultivierten Exemplar. Der Embryo geht durch das ganze Endosperm hindurch, das Ende des Würzelchens liegt nahe der Mikropyle. Dann wächst der Embryo, sich abwärts krümmend, aus der Mikropyle heraus. Das weiter entwickelte Hypokotyl ist nach unten zu etwas keulig angeschwollen, wie es für vivipare Pflanzen charakteristisch ist. Schließlich fällt der Embryo mit den anderen Teilen ab; die Primärwurzel entwickelt sich oft nicht gut und wird durch Sekundärwurzeln ersetzt.

**Geographische Verbreitung.** Vgl. den allgemeinen Abschnitt bei den Coniferen.

Fig. 127. Sämlingspflanze einer *Podocarpus*-Art. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 33.)

Der Anteil, den die *Podocarpaceen* an der Bildung von Formationen nehmen, ist häufig ein sehr beträchtlicher, namentlich in den Bergwäldern der Tropen die hochwüchsigen Arten von *Podocarpus*.

Selten bilden die Arten reine oder fast reine Bestände. Dies wird z. B. erwähnt für *Podocarpus usambarensis*, der in höher gelegenen Gebieten Usambaras (Magamba-Wald) in fast reinen Beständen auftritt; gleichfalls bildet *P. milanjianus* Bestände am Kenia. *P. elongatus* ist im Kapgebiet in ausgedehnten Waldungen vertreten, oder ist wenigstens in Waldungen vorherrschend, desgleichen in Neu-Seeland *P. dacrydioides* in ausgedehnten Waldungen an sumpfigen oder feuchteren Gebieten der Ebene; ebenso tritt *Dacrydium cupressinum* in Beständen auf. Gewöhnlich sind die tropischen *Podocarpaceen* in Bergwaldungen zerstreut, in denen sie allerdings wegen ihrer oft gewaltigen Dimensionen und ihres häufigen Vorkommens von großer Bedeutung sind. So sind die *Podocarpus*-Arten des tropischen Ostafrika auch in den Hochwaldungen zerstreut; im malayischen Gebiet, besonders im westlichen Teil von Java bilden mehrere Arten, die



prachtvolle Baumformen sind, einen wichtigen Bestandteil des höheren Bergwaldes (*P. amarus*, *P. nerifolius*, *P. cupressinus*). In den Bergwäldern des südlichen und mittleren Japan ist ein wichtiger Bestandteil gegeben durch *Podocarpus macrophyllus*.

Niedrige Arten nehmen gelegentlich Anteil an baumfreien Gebirgsformationen, so *Dacrydium laxifolium*, das häufig zusammenhängende Strecken auf den Alpen Neu-Seelands bedeckt, desgleichen das buschige *Dacrydium Bidwillii*, ferner *Microcachrys* in Tasmanien.

Besonders reich an Arten ist das neuseeländische Gebiet: auf der Nord- und Südinsel sowie Stewart-Island finden sich nicht weniger als 7 Arten von *Dacrydium*, 6 Arten von *Podocarpus*, 3 Arten von *Phyllocladus*; ebenso ist auch die Vielgestaltigkeit der Formen bemerkenswert, von *Podocarpus* gibt es Vertreter von *Eupodocarpus*, *Dacrycarpus* und *Stachycarpus*. Auf Tasmanien, das den neuseeländischen Arten ganz nahestehende Formen beherbergt, wie *Phyllocladus aspleniifolius* und *Podocarpus alpinus*, sind merkwürdige Endemismen vertreten, wie *Microcachrys* und *Pherosphaera* (die letztere Gattung hat nur noch eine Art in Südaustralien); *Dacrydium Franklinii* ist gleichfalls ein alleinstehender Typus. *Dacrydium* geht auch mit einer Art in das antarktische Gebiet Chiles über, in dem gleichfalls ein hervorragender Endemismus, *Saxegothaea*, vertreten ist. Ganz eigenartig ist die Podocarpaceen-Flora auf Neu-Kaledonien entwickelt, mehrere endemische *Dacrydium*-Arten, ein besonderer Typus von *Podocarpus*, *P. ustus*, ferner die endemische *Acmopyle* (vgl. auch bei den Taxaceen *Austrotaxus*). Die eben berührten Gebiete zeichnen sich durch starken Endemismus, durch monotypische Gattungen aus, die außerordentlich scharf übergangslos getrennt sind, keine Gruppe ist mit einer reicheren Zahl von Arten entwickelt. Das letztere ist nun mit *Eupodocarpus* im Monsungebiet (dabei *P. nerifolius* von weiter Verbreitung) und im tropischen Amerika der Fall. Nur eine Gruppe von *Eupodocarpus* ist im tropischen Amerika vertreten, die anderen Gattungen fehlen ganz; im tropischen Afrika ist nur *Eupodocarpus* und *Stachycarpus* in einigen Arten vorhanden. Im Monsungebiet finden sich noch *Phyllocladus* und *Dacrydium*. Im allgemeinen sind nicht so hervorstechende Typen wie in den zuerst genannten Gegenden entwickelt.

**Verwandtschaftliche Beziehungen.** Die Unterschiede in den morphologischen Verhältnissen und in der Embryologie machen eine Trennung der *Taxaceae*, *Cephalotaxaceae* und *Podocarpaceae*, die bislang unter einer Familie als *Taxaceae* zusammengefaßt wurden, notwendig; Näheres darüber ist in der allgemeinen Einleitung zu den Coniferen nachzulesen.

**Verwendung.** Der Wert der Podocarpaceen als Nutzpflanzen beruht besonders auf der ausgezeichneten Güte des Holzes vieler baumförmiger Arten. Einige besonders wichtige Arten seien hervorgehoben. In Neuseeland liefern die weitverbreiteten Arten *Dacrydium cupressinum*, der Rimubaum, *Podocarpus totara* und *P. spicatus*, der Mataibaum, gutes Holz für vielerlei Konstruktionszwecke; auch andere neuseeländische Arten werden ähnlich benutzt, worüber Kirk in seiner Forest Flora ausführlich berichtet. In Tasmanien liefert *Dacrydium Franklinii* ein gutes Nutzholz. (Über die technische Verwendung, Inhaltsstoffe usw. dieser und anderer australischer Podocarpaceen ist zu vergleichen: R. T. Baker and H. G. Smith, A Research on the Pines of Australia, Technol. Mus. Neustädwales, Techn. Educ. Ser. no. 16 [1910].) Von den hochwüchsigen Arten Javas, *Podocarpus imbricatus* und *P. amarus* wird nach Koorders gutes Bauholz gewonnen. In Südafrika sind nach Marloth *Podocarpus latifolius* (true yellow wood, regte geelhout) und *P. elongatus* (Outeniqua yellow wood) die größten Waldbäume und liefern fast die Hälfte der einheimischen Holzproduktion. (Über die wirtschaftliche Bedeutung der südafrikanischen *Podocarpus* ist auch Th. R. Sim, The Forests and Forest Flora of the Colony of the Cape of Good Hope [1907] 331—336 zu vergleichen.)

#### Einteilung der Familie.

A. Epimatium fehlend, Carp. wenige, Samenanlage am Grunde des Carp., aufrecht. Blätter schuppenförmig . . . . . Unterfam. I. *Pherosphaeroideae*.

##### 1. *Pherosphaera*.

B. Epimatium entwickelt . . . . . Unterfam. II. **Podocarpoideae.**

a. Epimatium vom Integument frei.

  a. Carp. in der Blüte ziemlich zahlreich, Epimatium am Samen häutig, kaum vergrößert.

    I. Carp. wirkelig, dick, stumpf; Samen frei. Blätter schuppenförmig

      2. **Microcachrys.**

  II. Carp. imbricat, spitz, Samenanlagen klein, in einer Grube am Grunde des Carp.; Carp. an der Frucht vereint, zuletzt klaffend. Blätter linealisch

      3. **Saxegothaea.**

  β. Carp. in der Blüte 1 bis wenige, Epimatium gut entwickelt; jüngere Samenanlagen ± mit der Mikropyle nach unten gewandt, schließlich meist ± aufrecht, das Epimatium überragend, selten ähnlich wie bei *Podocarpus* dauernd vom Epimatium umschlossen . . . . .

      4. **Dacrydium.**

b. Epimatium mit dem Integument verwachsen.

  a. Epimatium kürzer als der Same, diesen nur am Grunde umgebend, Same ± aufrecht . . . . .

      5. **Acmopyle.**

  β. Epimatium vollständig gebogen, die Samenanlage und den Samen, der mit der Mikropyle nach der Basis des Carp. gerichtet ist, einschließend, mit dem Samen abfallend; Carp. meist sehr klein, von der Samenanlage weit überragt

      6. **Podocarpus.**

C. Epimatium fehlend, Samen von einem Arillus umgeben. Sträucher oder Bäume mit blattähnlichen Phyllocladien . . . . . Unterfam. III. **Phyllocladoideae.**

      7. **Phyllocladus.**

#### Unterfam. I. **Pherosphaeroideae.**

Pilger in Engl. Bot. Jahrb. LIV (1916) 33.

1. **Pherosphaera** Archer, in Hook. Journ. Bot. and Kew Gard. Misc. II (1850) 52 (nach dem zitierten Synonym); Hook. f., Fl. Tasman. (1860) 355\*); Pilger, in Engler Pflanzenreich IV. 5 (1903) 39; Baker and Smith, A Research on the Pines of Australia (1910) 409 und 410 (*Dacrydium* spec. nach Eichler in E. P. Pfl.-Fam. II. 1 [1889] 107). — ♂ Blüten terminal, fast kugelig oder breit ellipsoidisch; sterile Spitze des Stam. gut entwickelt. ♀ Blüten (vgl. S. 229) terminal, kurz, zurückgekrümmt; Carp. wenige, locker gestellt; Samenanlage aufrecht, Epimatium fehlend, Integument in eine breite Mikropyle kurz vorgezogen. — Sträucher oder Sträuchlein mit schuppenförmigen Blättern. — Name von *φέρω* (tragen) und *σφαγα* (Kugel), wegen des rundlichen Samens (die Beschreibung von Archer bezog sich auf *Microcachrys*!).

2 Arten; zuerst beschrieben *Ph. Hookeriana* Archer (Fig. 125), in der alpinen Region Tasmaniens; ein niederliegender kleiner, stark verzweigter Strauch; Blätter klein, anliegend, schuppenförmig; ♂ Blüten 2—3 mm lang mit 8—15 Stam.; ♀ Blüten mit 4—5 Carp. (vgl. S. 229); eine zweite Art, *Ph. Fitzgeraldii* F. Müll. in den Blue Mountains von Neu-Südwales, höher strauchig mit abstehenden, schmalen Blättern.

#### Unterfam. II. **Podocarpoideae.**

Pilger in Engler, Pflanzenreich IV. 5 (1903) 38 (als Unterfam. der *Taxaceae*), in Engl. Bot. Jahrb. LIV (1916) 33 (als Unterfam. der *Podocarpaceae*).

2. **Microcachrys** Hook. f., in Lond. Journ. Bot. IV (1845) 149; Fl. Tasman. (1860) 358; Pilger, in Engler Pflanzenreich IV. 5 (1903) 41 (*Arthrotaxis* spec. Hook. Icon. pl. [1843] 560; *Pherosphaera* Arch. l. c. [nach der Beschreibung]; *Dacrydium* spec. Parl. in DC. Prodr. XVI. 2 [1868] 496). — ♂ Blüten terminal, eiförmig, sterile Spitze des Stam. gut entwickelt. ♀ Blüten (vgl. S. 224) terminal, eiförmig-kugelig; Carp. zahlreich, imbricat; Samenanlage mit der Mikropyle nach dem Grunde des Carp. zu gerichtet, außen vom Epimatium bedeckt; Samen nur am Grunde vom Epimatium umgeben. — Niedriger, dem Boden anliegender Strauch; Zweige vierkantig; Blätter klein, schuppenförmig. — Name von *μικρος* (klein) und *καχρις* (Fruchtzapfen). —

\*) Die starke Verwirrung in der Synonymie der Gattungen *Diselma*, *Microcachrys* und *Pherosphaera* ist von Hooker in der Flora Tasmanica geklärt worden. Vgl. dort und bei Pilger, *Taxaceae* l. c.

1 Art, *M. tetragona* (Hook.) Hook. f. in Gebirgen Tasmaniens (Fig. 121), stark verzweigt, Blätter dicht imbrikat, dreieckig-eiförmig, bis 1,5 mm lang; Frucht rötlich, mit stark verdickten Carp. (vgl. S. 224).

3. **Saxegothaea** Lindl. *Saxe-Gothaea* Lindl., in Journ. Hort. Soc. VI (1851) 258, Paxt. Flow. Gard. II (1851—52) 111 cum icono; Th. Baines, Paxt. Flow. Gard. Rev. II (1883) 129, f. 178. — *Saxegothaea* Eichler, in E. P. Pfl.-Fam. II. 1 (1889) 103; Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5 (1903) 42, Staph., in Bot. Magaz. T. 8664 (1916). — *Saxe-Gothaea* Gay, Fl. Chil. V. 411. — *Saxegothaea* Benth., in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. III. (1880) 434. — *Saxegothaea* Dalla Torre et Harms, Gen. Siphon. 2. (*Squamataxus* Senilis, Pinac. [1866] 168). — Blüten monözisch. ♂ Blüten ährenartig axillär nach der Spitze der Zweiglein zu, am Grunde von zwei Schuppenpaaren umgeben, zylindrisch, Stam. zahlreich. ♀ Blüten (vgl. S. 225) terminal an kurzen Zweiglein; Carp. imbrikat; Samenanlage viel kleiner als Carp., am Grunde desselben in einer Grube sitzend, mit der breiten Mikropyle nach der Basis des Carp. zu gerichtet; Epimatium die Samenanlage außen völlig umgebend, innen offen; Frucht unregelmäßig kugelig, fleischig, von den verwachsenen Carp. gebildet, Samen wenige. — Baumförmig, mit aufrecht-abstehenden Zweigen; Blätter linealisch, fast zweireihig ausgebreitet. — Benannt zu Ehren des Prinzen Albert von Sachsen-Koburg-Gotha, des Gemahls der Königin Victoria von Großbritannien. —

1 Art, *S. conspicua* Lindl., Maniu, im südlichen Chile, von ca. 35°—45° s. Br.; Blätter 15 bis 20 mm lang, an den ♂ Zweiglein kürzer, ♂ Blüten 4—7 mm lang; beerenartige Frucht zirka 1 cm lang (Fig. 121).

Fossile Arten (R. Kräuse): Dusén hat einige Nadelreste aus dem Tertiär des Feuerlandes als *Saxegothopsis fuegianus* beschrieben (Erg. Schwed. Exp. Magellansländ. 1, 4 [1899] 105), doch entbehrt die Bestimmung der sicheren Begründung.

4. **Dacrydium** Soland. ex Forster, De plant. escul. Ins. Ocean. Austral. comm. bot. (1786) 80 et Fl. Ins. Austr. Prodr. (1786) 92 inter plantas obscuras; Lamb., Gen. *Pinus* (1824) II. 93, T. 41; Rich., Comm. bot. de Conif. (1826) 127; Pilger in Engler, Pflanzenreich IV. 5 (1903) 43 (*Lepidothamnus* Phil., in Linnaea XXX [1860] 730). — Blüten diözisch, selten monözisch. ♂ Blüten (vgl. S. 217) terminal, Stam. den sterilen Blättern ähnlich, selten die Blüten nach Art von *Podocarpus* axillär, am Grunde von Schuppen umgeben mit dicht gestellten Stam. ♀ Blüten (vgl. S. 225) terminal oder über sie hinaus ein kurzer Fortsatz des Zweiges, selten die Blüten an Kurzzweigen axillär; Carp. 1 bis mehrere, frei; Samenanlagen meist dem Epimatium an dessen Grunde angewachsen; Epimatium gut entwickelt, die jüngere Samenanlage fast ganz bedeckend; Samenanlage im jüngeren Stadium ± umgekehrt, mit der Mikropyle nach der Basis des Carp. gerichtet, später aufgerichtet, Same dann nur am Grunde vom Epimatium umgeben, mit verdickter Samenschale; selten die Samenanlage der Mitte des völlig gebogenen Epimatiums angewachsen, dann auch der Same vom Epimatium völlig eingeschlossen, mit dünner Samenschale; Integument der Samenanlage stets vom Epimatium frei, nicht (wie bei *Podocarpus*) mit ihm verwachsen. — Sträucher oder Bäume; Blätter meist schuppenförmig oder in jüngeren Stadien der Pflanze linealisch, allmählich in die Schuppenform übergehend. — Name von δακρυδιον (Träne) (wegen der Harzabsonderung?).

Gegen 20 Arten der australischen Inseln und des Monsungebietes, eine Art in Chile.

A. Blätter ziemlich lang, oval-lanzettlich, am Grunde stark gebogen. *D. falciforme* (Parl.) Pilger in Bergwäldern von Borneo (Fig. 123 D—G), *D. taxoides* in Bergwäldern Neu-Kaledoniens (Fig. 123 H—L).

B. Blätter an erwachsenen Exemplaren, wenigstens an den oberen Ästen, schuppenförmig oder pfriemlich, in jüngeren Stadien oder an unteren Ästen oft linealisch. **B a.** Samenanlage und Same dauernd vom Epimatium eingeschlossen (vgl. S. 228). *D. Kirkii* F. Muell., ein hoher Baum auf Neu-Seeland; Blätter an unteren Ästen bis 3,5 cm lang, an oberen klein, schuppenförmig; sehr kleine Schuppenblätter hat das verwandte strauchförmige *D. Bidwillii* Hook. f. (Fig. 123 A—C) auf Neu-Seeland. **B b.** Samenanlage zuletzt aufrecht, Same nur am Grunde vom Epimatium umgeben. In Süd-Chile *D. Fonkii* (Phil.) Benth., ein stark verzweigter Strauch, nur mit stark gekielten Schuppenblättern. — Auf Neu-Kaledonien: *D. araucarioides* Brongn. et Gris (Fig. 118 F), ein Baum mit dicken, zylindrischen, dicht mit vielseitigen kleinen Schuppenblättern besetzten Zweiglein, *D. lycopodioides* Brongn. et Gris, *D. Balansae* Brongn. et Gris. — Auf Neu-Seeland: *D. cupressinum* Sol., Rimu, Red-Pine, ein hoher Baum mit ± sparrigen Schuppenblättern (Fig. 122), *D. intermedium* Kirk, *D. laxifolium* Hook. f., ein niedriger, stark verzweigter Strauch der Bergregion. — Weit verbreitet im Monsun-Gebiet *D. elatum* (Roxb.) Wall. (Burma, Indochina, Malaiische Halbinsel, Sumatra, Borneo, Philippinen, Neuguinea, Fidschi-Inseln); Baum mit vielförmigen Blättern, die schmal

pfriemlich spitz, bis 18 mm lang, sparrig abstehend bis klein schuppenförmig (letzteres besonders an blühenden Zweigen) in allen Übergängen sind; verwandt *D. Beccarii* Parl. und *D. Gibbstae* Staph auf Borneo. —

Fossile Arten (R. Kräuse): *Stachyotaxus* Nathorst, Sver. geol. Unders. C. 27. Zweige heterophyll, Blätter teils schuppenartig, teils zweizeilig, nadelförmig, bis 1 cm lang, ♂ Blüten ährenförmig, mehrere cm lang, Samenschuppen senkrecht abstehend, kurzgestielt, am Ende dreieckig verbreitert, mit aufwärts gerichteter kurzer Spitze, daran 2 ovale, 3–3,5 mm lange Samen, diese am Grunde von einer Cupula umgeben.

2 Arten im Rhät-Lias von Schonen, an *Dacrydium* erinnernd.

5. *Acmopyle* Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5 (1903) 117 Fig. 24; Birbal Sahni, in Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B. CCX (1920) 253–310, T. 9–11 (*Dacrydium* et *Podocarpus* spec. aut.). — ♂ Blüten 1–3 am Zweigende, herabgeborgen, zylindrisch; Stam. imbrikat, sterile Spitze breit dreieckig, stumpf. ♀ Blüten (vgl. S. 230) terminal an kleinen Zweigen (jüngere Stadien unbekannt), ihr Stiel mit kleinen, dicht imbrikaten Schuppen bedeckt; Receptaculum ähnlich dem von *Podocarpus*, fleischig, warzig-höckerig, von mehreren Schuppenblättern gebildet; meist nur ein Carp.; Epimatum mit dem Integument völlig verwachsen, viel kürzer als der Same, dessen inneren unteren Teil umgebend; Same groß, kugelig, ± aufrecht, Mikropyle wenig unterhalb des Gipfels, Samenschale mit fleischiger äußerer Schicht, starker holziger Mittelschicht und dünner fleischiger, mit dem Nucellus verwachsener Innenschicht. — Baum mit verschieden gestalteten Blättern. — Name von ἀκμή (Gipfel) und πύλη (Tor), wegen der Stellung der Mikropyle.

1 Art, *A. Pancheri* (Brongn. et Gris) Pilger in Gebirgen Neu-Kat

ledoniens (zweifelhaft nach Sahni auch von den Fidschi-Inseln); Baum bis 15–20 m hoch; Blätter an den verlängerten Zweigen dick schuppenförmig, angedrückt, dreieckig, spitz, an kurzen, in den Schuppenblättern axillären Zweigen zweizeilig ausgebreitet, linealisch-lanzettlich, etwas sichelförmig gebogen, bis 16 mm lang; zwischen beiden Formen Übergänge.

6. *Podocarpus* L'Hérit. ex Pers. Syn. II (1807) 580\*); Endl., Gen. (1810) no 1800, Syn. Conif. (1847) 206; L. C. et A. Rich., Comm. Bot. de Conif. (1826) 124; Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5 (1903) 54 (*Nageia* Gaertn., De fruct. et sem. I [1788] 191 descr. mixta;

\*) Der Name *Podocarpus* wurde zuerst von Labillardière für *P. asplenifolius* publiziert (Nov. Holl. pl. spec. II [1806] 71, T. 221). Die zweite beschriebene Art ist *P. elongatus* L'Hér. ex Pers. Syn. (1807). L. C. Richard (Comm. Conif. [1826] 28 und 129) gab *Podocarpus asplenifolius* den Gattungsnamen *Phyllocladus* und behielt *Podocarpus* für *P. elongatus* und Verwandte

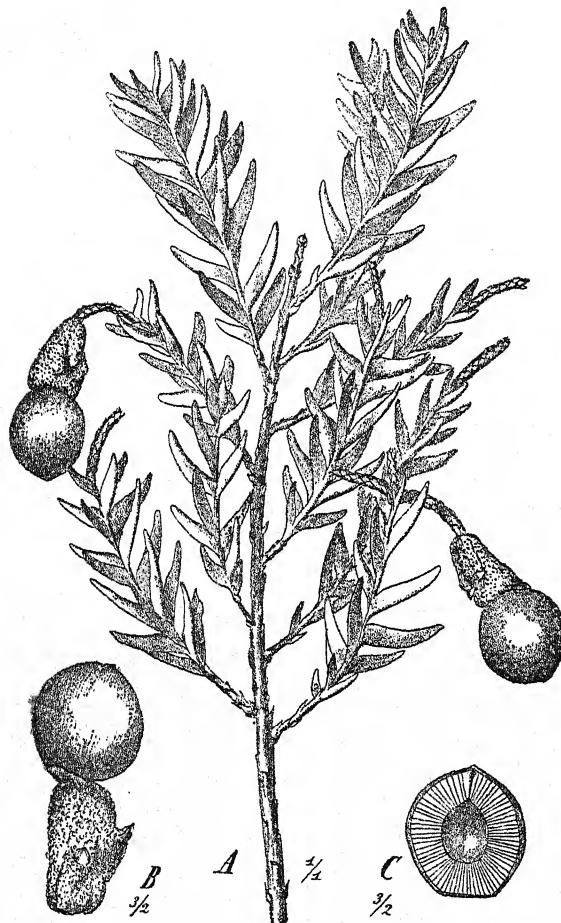


Fig. 128. *Acmopyle Pancheri* (Brongn. et Gris) Pilger. A Zweig mit Früchten. B Frucht. C Same im Längsschnitt. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 117.)

O. Kuntze, Rev. Gen. II [1891] 798; Baill. Hist. pl. XII [1892] 40). — Blüten diözisch, sehr selten monözisch. ♂ Blüten (vgl. S. 217) selten nach Art von *Dacrydium terminal* (*Dacrycarpus*), meist einzeln oder zu mehreren sitzend oder gestielt in den Blattachseln, am Grunde von sterilen Schuppen umgeben, manchmal auch zu mehreren an der Spitze von Zweiglein gedrängt oder in Blütenstände vereinigt, selten ährig (*Stachycarpus*); Stam. immer imbricat, sterile Spitze meist klein. ♀ Blüten (vgl. S. 219) selten ährenartig, mit getrennten Samenanlagen (*Stachycarpus*) oder mit 1—2 Samenanlagen am Ende kurzer nicht verdickter Zweiglein, meist einzeln axillär, gestielt, mit fleischigem Receptaculum und 1—2 Carp.; Samenanlage meist das Carp. weit überragend, selten mit dem Carp. bis zur Spitze vereint (*Dacrycarpus*), das gebogene Epimatium mit dem Integument der mit der Mikropyle nach der Basis des Carp. gerichteten Samenanlage verwachsen. Samen meist groß, oft ± gespitzt, Samenschale mit äußerer fleischiger oder ledrig-fleischiger und innerer verhärter oder auch dick verholzter Schicht. — Sträucher oder kleinere bis sehr hohe

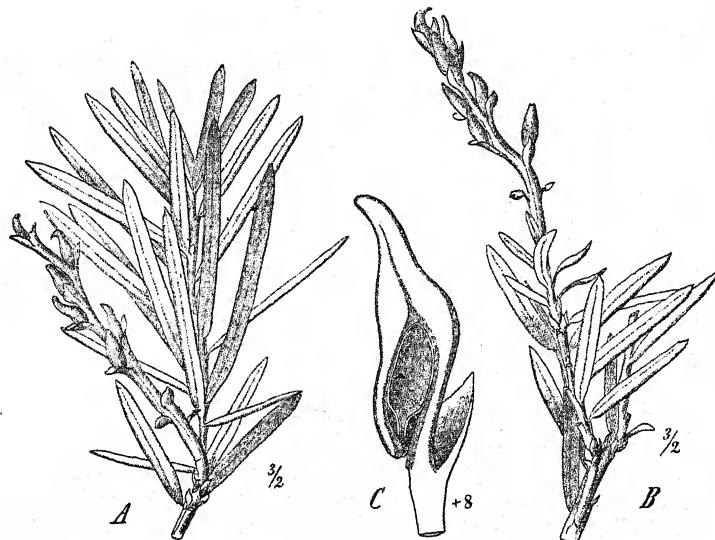


Fig. 129. *Podocarpus andinus* Poeppig. A und B Zweige mit weiblichen Blüten. C Carp. mit Samenanlage im Längsschnitt. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 65.)

Bäume. Blätter selten schuppenförmig (*Dacrycarpus*), meist linealisch oder lanzettlich bis eiförmig, groß, meist spiralig gestellt, selten gegenständig oder fast gegenständig (*Nageia*). — Name von πούς (Fuß) und ναρκός (Frucht), wegen des angeschwollenen Receptaculum.

Ca. 70 Arten.

#### Einteilung der Gattung.

A. ♀ Blüten ährenförmig oder mit 1—2 Samenanlagen am Ende eines Zweigleins, Samen oft groß, mit dicker holziger Innenschicht der Samenschale; kein Receptaculum

##### Untergatt. I. *Stachycarpus*.

bei. Nach der Prioritätsregel müßte also der Name *Podocarpus* für die Gattung *Phyllocladus* im heutigen Sinne gebraucht werden. Doch ist *Podocarpus* seitdem immer für die Gattung im heutigen Sinne gebraucht worden und wird besser so beibehalten. In dem Index nom. conserv., der vom Intern. Bot. Kongreß zu Wien 1905 angenommen wurde, ist *Podocarpus* auch gegenüber *Nageia* Gaertner als beizubehaltender Name aufgeführt. *Nageia japonica* wird zuerst bei Kämpfer (Amoen. [1712] 773 tab. p. 874) erwähnt unter dem Namen Ná, vulgo Nagi. Von Thunberg (Fl. Jap. [1784] 76) wird die Art unter dem Namen *Myrica nagi* beschrieben. Der Name *Nageia japonica* findet sich bei Gaertner (De Fruct. et Sem. I. [1788] 191, T. 39), der Kämpfer und Thunberg zitiert; Gaertner brachte aber zwei Arten in der Beschreibung durcheinander, denn er führt an: stam. quattuor et styl. duo. O. Kuntze hat in Rev. Gen. II (1891) 800 die damals bekannten Arten von *Podocarpus* zu *Nageia* übergeführt.

B. ♀ Blüten axillär oder selten an Zweiglein endständig; Receptaculum allermeist entwickelt  
Untergatt. II. *Protopodocarpus*.

I. Carp. mit der Samenanlage verwachsen, die Samenanlage mit stumpfem Ende überragend; Blüten endständig an Zweiglein; Blätter sehr klein . . . . . Sekt. 1. *Dacrycarpus*.

II. Epimatium der Samenanlage vom Carp. frei, Samenanlage das kleine Carp. allermeist weit überragend.  
a. Blätter schuppenförmig . . . . . Sekt. 2. *Microcarpus*.

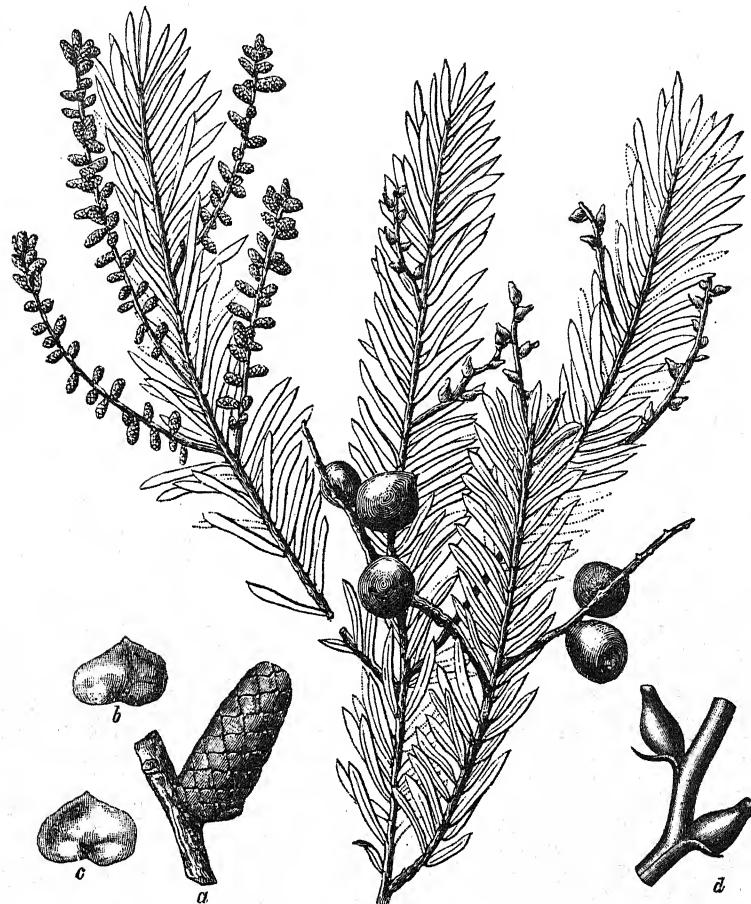


Fig. 130. *Podocarpus spicatus* R. Br. ♂ und ♀ Zweig. a ♂ Blüte. b und c Stam. von außen und innen. d Teil der ♀ Blüte, zwei Carp. und Samenanlagen. (Nach Hook. Journ. t. 543 und Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 66.)

b. Blätter linealisch, lanzettlich oder eiförmig.  
 a. Blätter breit, breit lanzettlich oder eiförmig, gegenständig oder fast gegenständig, mehrnervig . . . . . Sekt. 3. *Nageia*.  
 β. Blätter linealisch oder lanzettlich, einnervig . . . . . Sekt. 4. *Eupodocarpus*.

Untergatt. I. *Stachycarpus* Engl. in E. P. 1. Aufl. Nachtr. (1897) 21. — (*Podocarpus* Sect. *Stachycarpus* Endl. Conif. [1847] 218; Pilger in Engler, Pflanzenreich IV. 5 [1908] 68; Gattung *Stachycarpus* Van Tieghem in Bull. Soc. Bot. France XXXVIII [1891] 162; *Podocarpus* § *Taxoideae* Bennett, Pl. Jav. rar. [1888] 35; *Prumnopitys* Phil. in Linnaea XXX [1860] 731). — ♂ Blüten in endständigen Ähren, einzeln oder zu mehreren in den Achseln von Brakteen, oder einzeln oder zu mehreren in Blattachseln, selten mehrere an der Spitze eines nackten Stiels vereinigt. ♀ Blüten mit auseinandergezogenen Carp., von ährenförmiger Gestalt, ein verholztes Zweiglein darstellend, oder Samenanlagen 1—2 am Ende eines kleinen beblätterten oder beschuppten Zweig-

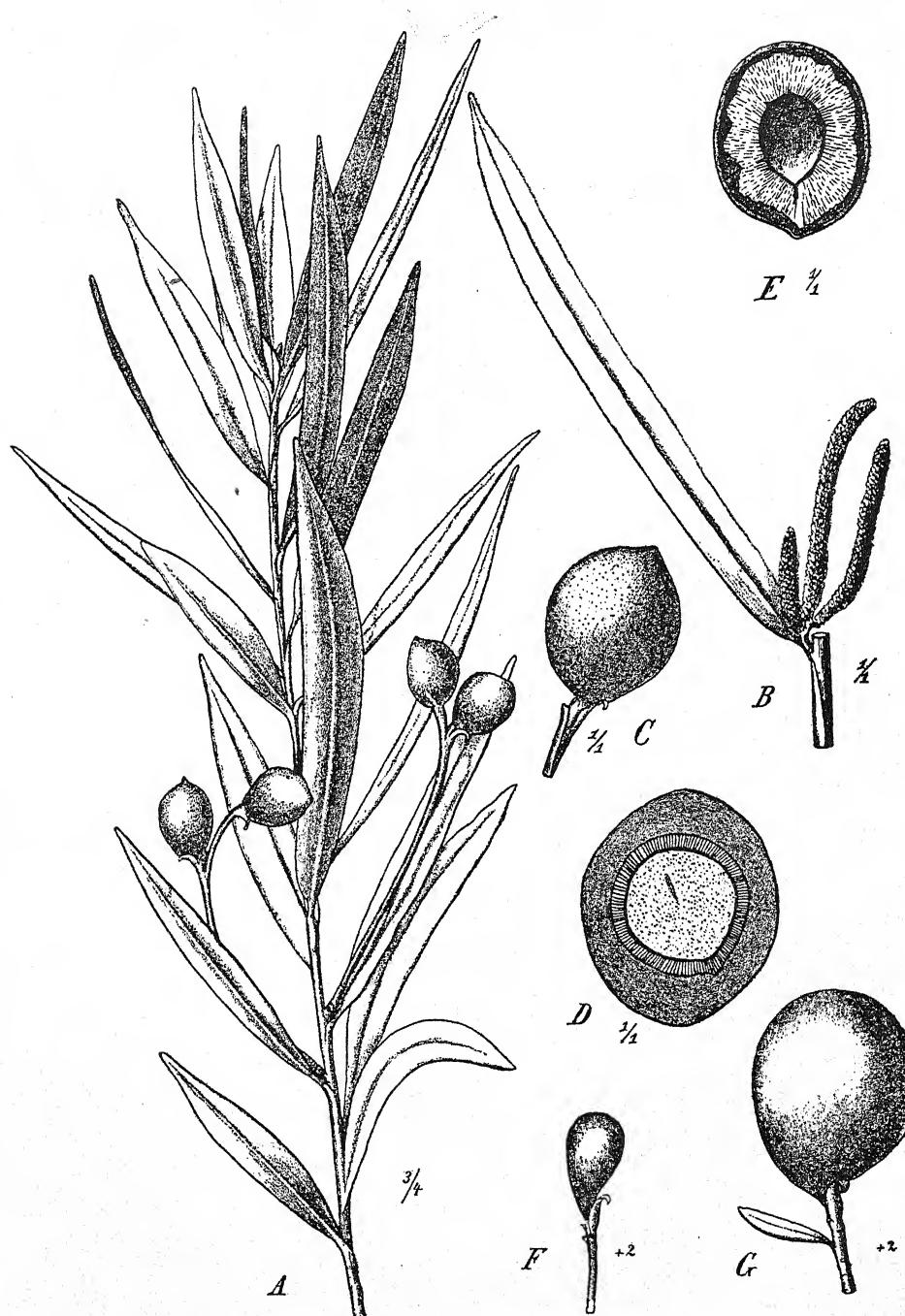


Fig. 131. A—D *Podocarpus amarus* Blume. A Zweig mit älteren ♀ Blüten. B ♂ Blüten. C Same mit Carp. D Reifer Same im Längsschnitt. — E *P. usambarensis* Pilger, Same im Längsschnitt, mit sehr dicker holziger Schicht. — F—G *P. gracilior* Pilger Blüte und Frucht. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 69).



Fig. 132. *Podocarpus Mammi* Hook. f. A Zweig mit ♂ Blüten. B Fruchzweiglein C Same im Längsschnitt (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 71.)

leins; Carp. stets sehr klein; Samen meist groß bis sehr groß, innere Schicht der Samenschale oft dick holzig. — Bäume, oft von gewaltiger Größe; Blätter klein, linealisch oder länger, lanzettlich.

A. Blätter klein, linealisch, zweireihig ausgebreitet. Aa. ♀ Blüten mit mehreren auseinan-

dergezogenen Carp. und Samenanlagen. *P. andinus* Poeppig in Chile (einh. Name Lleuque), kleiner Baum, ♀ Blüten, 2–2,5 cm lang (Fig. 129). — *P. spicatus* R. Br. auf Neu-Seeland (einh. Name Matai, Black-Pine), hoher Baum (Fig. 130). Ab. ♀ Blüten meist nur mit einer entwickelten Samenanlage. *P. ferrugineus* Don auf Neu-Seeland (einh. Name Miro), hoher Baum, Same 15 bis 17 mm lang. — Verwandt *P. ferruginooides* Compton auf Neu-Kaledonien, ferner *P. montanus* (Willd.) Lodd. in den tropischen Anden von Bolivia bis Kostarika, *P. utilior* Pilger in Peru, *P. Ladei* Bailey in Queensland. —

B. Blätter meist allseitwendig, meist länger, lanzettlich oder linealisch-lanzettlich; Samen meist 1, selten 2, groß. *P. amarus* Blume (Fig. 131) auf Java, Sumatra, Neu-Guinea, den Philippinen, in Queensland; mächtiger Baum. — *P. usambarensis* Pilger (Fig. 131) in Ostafrika (einh. Name muze oder mze), hoher Baum, oft bestandbildend; Blätter an erwachsenen Bäumen nur 2,5–3 cm lang; Same bis 3 cm lang. — *P. Mannii* Hook. f. (Fig. 132) auf São Thomé. — *P. gracilior* Pilger (Fig. 131), dem *P. usambarensis* nahe verwandt, im nördlichen trop. Ostafrika von Uganda bis Abyssinien. — *P. falcatus* (Thunb.) R. Br. in Südost-Afrika, gleichfalls mit kleineren, an erwachsenen Exemplaren bis 4 cm langen Blättern.

Untergatt. II. *Protopodocarpus* Engl., in E. P. 1. Aufl. Nachtr. (1897) 21.

Sekt. 1. *Dacrycarpus* Endl., Syn. (1847) 221; Pilger l. c. 55. — ♂ Blüten terminal, Stam. in der Form den sterilen Schuppenblättern ähnlich. ♀ Blüten terminal, Receptaculum klein, warzig, Carp. 1, mit der Samenanlage der ganzen Länge nach verwachsen, diese mit stumpfem Ende überhängend; Same klein, breit eiförmig oder fast kugelig, das angewachsene Carp. am Samen kaum noch unterscheidbar. — Stark verzweigte Bäume mit sehr kleinen Blättern (Fig. 124). *P. imbricatus* Blume (*P. cupressinus* R. Br.), im Monsungebiet weit verbreitet (einh. Name Kimerah oder Kiputri), ein hoher Baum, Blätter verschieden gestaltet, an kurzen Zweiglein 2reihig ausgebreitet, schmal linealisch, ± sichelförmig, an fertilen und längeren Zweigen anliegend, kürzer; Same 6 mm lang. — Nahe verwandt *P. papuanus* Ridl. auf Neu-Guinea. — *P. Vieillardii* Parl. auf Neu-Kaledonien. — *P. dacrydioides* A. Rich. (Fig. 124) auf Neu-Seeland (einh. Name Kahikatea), hoher Baum mit kleinen, schmal linealischen, dicklichen Blättern.

Sekt. 2. *Microcarpus* Pilger in Engler, Pflanzenreich IV. 5 (1903) 58. — Receptaculum der ♀ Blüte wenig entwickelt; Carp. klein, von der Samenanlage frei, kleiner als der Same; Same mit ziemlich dicker holziger Schicht. — Kupferig-rotgefärbter Strauß, Blätter klein schuppenförmig (Fig. 133). 1 Art, *P. ustus* Brongn. et Gris auf Neu-Kaledonien.

Sekt. 3. *Nageia* Endl. Syn. (1847) 207; Pilger in Engler, Pflanzenreich IV. 5 (1903) 58 (*Podocarpus* § *Dammaroideae* Bennett, Pl. jav. rar. [1838]; *Nageia* [pro genere] Gord. Pin. [1858] 135; Carr. Conif. ed. 1. 437, ed. 2. 635). — ♂ Blüten meist mehrere am Ende eines axillären Stieles. ♀ Blüten ein kurzes axilläres mit Schuppenblättern besetztes Zweiglein bildend, untere Schuppenblätter abfallig, obere ein verdicktes Receptaculum bildend oder nicht; Carp. 1–2; Samen meist ca. kugelig. — Blätter decussiert oder fast decussiert ansitzend, aber meist in eine Ebene ausgebreitet, meist groß, breit eiförmig oder eiförmig oder lanzettlich-eiförmig, mehrnervig.

A. Receptaculum entwickelt. *P. Wallachianus* Presl (Fig. 134) in Vorderindien, Assam, Burma, Blüten monözisch. — *P. Motleyi* (Parl.) Dümmer (*P. Beccarii* Parl.) auf Borneo, mit kleineren (4–5,5 cm langen), kürzer verschmälerten Blättern. — *P. Blumei* Endl. auf Java, den Moluccen, Celebes, Neu-Guinea, den Philippinen; hoher Baum, Blätter 9–13 cm lang.

B. Kein Receptaculum, (Fig. 134 C–E). *P. nagi* (Thunb.) Zoll. et Moritzi (*P. Nageia* R. Br.), im südlichen Japan (einh. Name Nagi); hoher Baum mit bis 9 cm langen eiförmig-lanzettlichen Blättern, in Japan viel kultiviert. Verwandt *P. nankensis* Hayata auf Formosa. — Zweifelhafte Arten der Sektion sind *P. minor* (Carr.) Parl. auf Neu-Kaledonien, ein kleiner Strauch mit 1–2 cm langen, schmal elliptischen Blättern und *P. vitiensis* Seem. auf den Fidschi-Inseln (einh. Name Dakua Salu Salu; Näheres über die Art bei L. S. Gibbs, in Ann. of Bot. XXVI [1912] 584; sie zeichnet sich durch die verhältnismäßige Größe der Carp. aus). C. E. Bertrand (Ann. Sc. Nat. 5. sér. XX [1874] 65 gründet auf *P. vitiensis* die Sektion *Polypodiopsis*; es soll zur Art gehören *Polypodiopsis Muellieri* Carr. Conif. 2. Aufl. (1867) 710, was ganz zweifelhaft ist. Nach Carrière soll *P. Muellieri* von Neu-Kaledonien stammen. Carrière gibt von seiner dürtig charakterisierten Gattung l. c. die merkwürdige Angabe: Feuilles composées? und von der Art: Feuilles...irrégulièrement denticulées-échancrées. Material liegt von der Art nicht vor. Nach Kew Bull. (1920) p. 372 handelt es sich wahrscheinlich um die Proteacee *Bauprea Balansae* Brongn. et Gris.

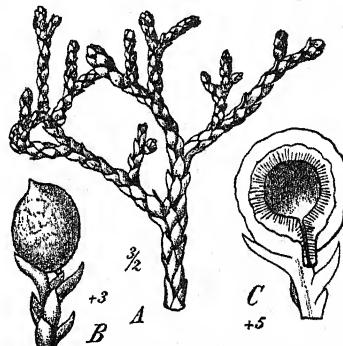


Fig. 133. *Podocarpus ustus* Brongn. et Gris. A Habitus. B ♀ Blüte. C Frucht im Längsschnitt. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 58.)

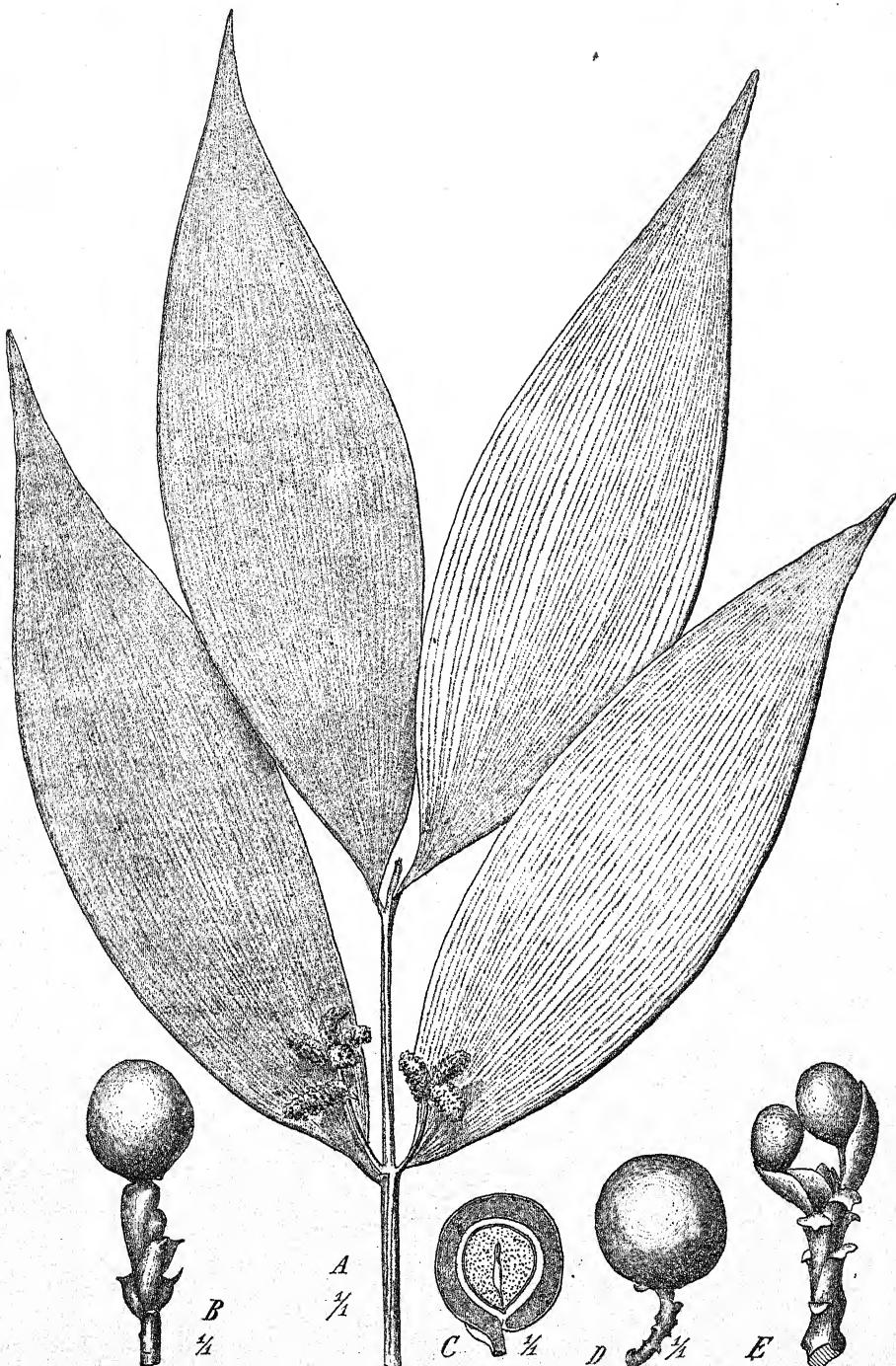


Fig. 184. *A* *Podocarpus Wallichianus* Presl. Zweig mit ♂ Blüten. — *B* *P. Blumei* Endl. ♀ Blüte. — *C-E* *P. nagi* (Thunb.) Zoll. et Mor. *C* Same durchschnitten. *D* Frucht. *E* ♀ Blüte mit zwei Samenanlagen. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 61.)

Sekt. 4. *Eupodocarpus* Endl. Syn. (1847) 208; Pilger in Engler, Pflanzenreich IV. 5 (1903) 73. — ♂ Blüten einzeln oder zu mehreren axillär, oder mehrere am Ende eines gemeinsamen Stieles oder zu einem Blütenstand vereinigt; Stam. meist dicht imbrikat, meist mit deutlicher steriler Spitze. ♀ Blüten einzeln axillär, kurz oder länger gestielt; Receptaculum fleischig, gut entwickelt, oft am Grunde mit 2 schmalen Hochblättern; Samenanlagen 1—2; Samen eiförmig oder kugelig, oft mit stumpf vorgezogenem Ende; harte Schicht der Samenschale meist dünn. — Selten Sträucher, meist Bäume, oft sehr hoch; Blätter linealisch oder lanzettlich, oft lang.

Ca. 40 Arten.

A. ♀ Blüten ohne schmale Hochblätter am Grunde des Receptaculums; meist amerikanische Arten. In Westindien: *P. coriaceus* Rich. (auch in Venezuela und Kolumbien), kleiner Baum, Blätter lanzettlich, 10 bis 13 cm lang. — *P. Purdieanus* Hook., auf Jamaika, mit kurz, starr zugespitzten Blättern. — *P. angustifolius* Griseb. auf Kuba, mit schmalen, starren stachelspitzigen Blättern. — *P. Urbanii* Pilger auf Jamaika. — *P. Buchii* Urb. auf Haiti. — In Zentralamerika: *P. guatemalensis* Standl., in feuchten Dickichten der Küste von Guatemala. — In Südamerika: *P. Selloi* Klotzsch in Südbrasiliens, Baumstrauß mit 6 bis 10 cm langen, lanzettlichen Blättern. — *P. Roraimae* Pilger in Guyana, auf dem Roraimagebirge. — *P. macrostachyus* Parl. (Fig. 117 D) in Kolumbien, Venezuela (auch Costa-Rica); ♂ Blüten 2,5 cm lang. — *P. oleifolius* Don in Bolivien, Peru und Ecuador (auch Costa-Rica); Blätter starr lederig, 3 bis 7 cm lang, oberseits an Stelle der Nerven mit schmaler Furche. — *P. glomeratus* Don (Fig. 117 A) in Peru und Ecuador; ♂ Blüten ca. 6 am Ende eines gemeinsamen axillären Stieles, 10—12 mm lang. — Die ♂ Blüten ebenso bei *P. Lambertii* Klotzsch in Südbrasiliens und bei *P. Parlatoresi* Pilger in Nordargentinien und Bolivien. — *P. salignus* Don (Fig. 117 C) in Chile, von ca. 35°—42° s. Br. (einh. Name Mañio oder Manique); ♂ Blüten sehr schmal, 3—3,5 cm lang. — *P. rubigenus* Lindl. in Südwüste, Blätter linealisch-lanzettlich, nur 3—4 cm lang. Auf Neuseeland: *P. totara* Don (Fig. 185); Baum mit linealisch-lanzettlichen, nur bis 2 cm langen, stachelspitzigen Blättern; nächstverwandt oder nur eine Varietät *P. Hallii* Kirk. — *P. acutifolius* Kirk; Strauch, Blätter linealisch meist nur 11—15 mm lang. — *P. nivalis* Hook. (*P. montanus* Colenso), niedrig strauchig, Blätter oblong-linealisch, meist nur 8—12 mm lang. Auf Neukaledonien: *P. gnidioides* Carr.; Baum oder Strauch mit abstehenden linealischen, 12—20 mm langen Blättern. Auf Tasmanien und in Neuseeland: *P. alpinus* R. Br. (Fig. 117 E); eine Bergform, ein niedriger, stark verzweigter Strauch mit oblong-linealischen, stumpfen, 6—12 mm langen Blättern.

B. ♀ Blüten mit zwei schmalen kleinen Hochblättern am Grunde des Receptaculums. In Afrika: *P. milanianus* Rendle; hoher Baum in Bergwäldern Ost-Afrikas, in höheren Lagen auch strauchig, auch in Kamerun, Blätter linealisch-lanzettlich, zirka 8 cm lang — Nahe verwandt *P. madagascariensis* Baker auf Madagaskar. — *P. latifolius* (Thunb.) R. Br. (*P. Thunbergii* Hook.) in Süd- und Südost-Afrika (einh. Name Yellow-wood) (Fig. 136). — *P. elongatus* (Ait.) L'Hér., hoher Baum in Süd-Afrika (einh. Name Outeniqua, Yellow-wood). Im Monsungebiet: *P. nerifolius* Don, weit verbreitet von Nepal und Khasia bis nach den Philippinen und Neuguinea, andererseits bis Süd-China, Baum mit bis 15 cm langen, lanzettlichen, lang verschmälerten Blättern. — *P. polystachyus* R. Br., auf Java, Sumatra, Borneo, den Philippinen;



Fig. 135. *Podocarpus totara* Don. a Stam. b ♀ Blüte. c Frucht im Längsschnitt. (Nach Hooker; E. P. 1. Aufl. II, 1. p. 105.)

♂ Blüten zu 3—5 sitzend. — *P. Rumphii* Beume, auf Neu-Guinea, Celebes, den Molukken und Philippinen; mit sehr großen (bis 25 cm langen), fast geschwänzt-gespitzten Blättern. Auf Neu-Guinea ferner *P. thevetiifolius* Zippel, *P. Schlechteri* Pilger, *P. Ledermannii* Pilger. — *P. Pilgeri* Foxworthy auf Celebes und den Philippinen. — *P. costalis* Presl, *P. philippinensis* Foxworthy und *P. glaucus* Foxworthy auf den Philippinen. — *P. Koordersii* Pilger, verwandt mit *P. neriiifolius* auf Java und den Andaman-Inseln. — *P. affinis* Seem. auf den Fidschi-Inseln. — *P. novae-caledoniae* Vieill. und *P. longefoliolatus* Pilger auf Neu-Kaledonien. In Süd-Japan und auf den Liu-Kiu-Inseln (auch in Zentral-China?): *P. macrophyllus* (Thunb.) Don (einh. Name Maki, Kusamaki); kleiner oder höherer Baum; Blätter schmal lanzettlich, verschmäler, 8—10 cm lang; in Japan viel kultiviert; eine Unterart *maki* Sieb. (Fig. 120 A—D) (Kne-Sin, Sen-Baku, Inu-Maki nach



Fig. 136. *Podocarpus latifolius* (Thunb.) R. Br., mit Früchten. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 91.)

Kämpfer, oft als *P. chinensis* in Bot. Gärten kultiviert) ist durch kleinere (4—7 cm lange), kurz verschmälerte Blätter charakterisiert. — Verwandt *P. Nakaii* Hayata auf Formosa. In Australien: *P. elatus* R. Br. (soll auch auf den Fidschi-Inseln vorkommen), in Südost-Australien; hoher Baum, ausgezeichnet durch die sehr langen (bis 5 cm) ♂ Blüten. — *P. spinulosus* (Smith) R. Br., in Ost-Australien (Fig. 120 H—L); Blätter linealisch, 4—7 cm lang, stachelspitzig; nahe verwandt *P. Dronynianus* F. Muell. in West-Australien.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): Zahlreiche Blattreste in Kreide und Tertiär sind mit rezenten Arten verglichen worden. *Podocarpus eocenica* Ung. findet sich im Eozän von Steiermark, Tirol, Böhmen, Kärnten, Schweiz, Italien usw. Ein angeblich fertiler Zweig (*P. elegans* [de la Harpe] Gardner) ist zweifelhaft. Das gilt auch von den in der Kreide Nordamerikas häufigen, in Europa seltenen, *Podozamites*-ähnlichen, lanzettlichen Blättern von *Nageiopsis* Fontaine.

Hölzer vom *Podocarpustypus* (*Podocarpozylon* Gothan) finden sich schon im Jura. Wenigstens die jüngeren, z. B. im Tertiär Südamerikas und Europas, gehören sicher hierher.

Unterfam. III. **Phyllocladoideae.**

Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5 (1903) 38 (als Unterfam. der *Taxaceae*), in Engl. Bot. Jahrb. LIV (1916) 33 (als Unterfam. der *Podocarpaceae*).

7. **Phyllocladus** Rich. Comment. Bot. Conif. (1826) 129; Pilger in Engler, Pflanzenreich IV. 5 (1903) 94 (*Podocarpus* Labill. Spec. Nov. Holland. II [1806] 71, T. 221; *Brownetera* L. C. Rich. in Ann. Mus. Hist. nat. Par. XVI [1810] 299, nomen!; *Thalamia* Sprengel, Anl. Kenntn. Gew. ed. 2 II. [1817] 218). — Blüten monözisch oder diözisch. ♂ Blüten zylindrisch, gestielt, am Ende von Zweiglein gebüscht (Fig. 116); Stam. mit kleiner steriler Spitze. ♀ Blüten (S. 230) einzeln in den Achseln von Schuppenblättern am Grunde unentwickelter, später auswachsender Zweige, gestielt, oder an den Phyllocladien sitzend oder die Stelle von Phyllocladien einnehmend (Fig. 116); Carp. dekussiert oder spiraling gestellt, dick, am Ende abgeschnitten, mit der Achse Gruben für die Samenanlagen bildend; Samenanlagen aufrecht, am Grunde von einem Discus umgeben, der zu einem gelappten Arillus auswächst, der so lang oder kürzer als der Same ist. — Kleine oder größere Bäume oder Sträucher. Blätter an den Langtrieben klein, schuppenförmig, in den Achseln begrenzte blattähnliche Phyllocladien hervorbringend, die rudimentäre zähnchenförmige Blätter tragen und im oberen Teil in verschiedener Weise gelappt sind. Name von φύλλον (Blatt) und κλάδος (Zweig).

6 Arten.

A. Außer den am Ende knospentragenden Zweigen sind solche vorhanden, die in ein Phyllocladum ausgenutzt und seitlich Phyllocladien tragen. *Ph. glaucus* Carr. (Fig. 116 A—E), auf Neu-Seeland (einh. Name Toa-toa); Phyllocladien bis 5 cm lang. — *Ph. trichomanoides* Don (Fig. 116 F—S) auf Neu-Seeland (einh. Name Tanekaha); bis 20 m hoher Baum; Phyllocladien bis 3 cm lang.

B. Außer den am Ende knospentragenden Zweigen nur Phyllocladien von zirka rhombischer Gestalt vorhanden, die verschoben eingeschnitten sind. *Ph. aspleniiifolius* (Labill.) Hook. f. (Fig. 116 I—O) auf Tasmanien (Celery-topped Pine); Baum bis 20 m hoch, ♀ Blüten am Grunde unentwickelter, später auswachsender Zweige. — *Ph. alpinus* Hook. f. (Fig. 116 F—H), auf Neu-Seeland (einh. Name Toatoa oder Tanekaha, Celery-Pine); Strauch oder kleiner Baum. — *Ph. hypophylloides* Hook. f., auf Borneo; kleiner Baum; Phyllocladien bis 6,5 cm lang; ♀ Blüten an den Phyllocladien. — *Ph. protractus* (Warb.) Pilger, auf Neu-Guinea, den Molukken, Philippinen. — *Ph. major* Pilger, auf Neu-Guinea; Baum, Phyllocladien 5—10 cm lang; ♀ Blüten an kurzen Zweiglein, die am Ende der vorhergehenden Zweige fast wirtelig gestellt sind.

Fossile Arten (R. Kräuse): *Ph. asplenoides* Ettingsh. aus dem Eozän von Neu-Südwales sieht manchen lebenden Arten recht ähnlich. Andere Reste wie *Palaeocladus* Ettingsh. sind weniger beweisend. Sie sind oft von den zu *Thinnfeldia* gestellten Abdrücken nicht zu unterscheiden (*Phyllocladopsis* Fontaine, *Protophyllocladus* Berry aus unterer Kreide von Nordamerika und Grönland, Jura von Frankreich).

Die als *Phyllocladoxylon* Gothan bezeichneten Hölzer können auch von *Podocarpoideen* stammen.

**Androvettia** Hollick et Jeffrey, Mem. New York Bot. Gard. (1909) 22. Verbreitete Achsen mit steil schrägen, nur an der Spitze freien Zweigen, an diesen kleine, schuppenartige, herablaufende Blättchen.

Mehrere Arten in der Kreide von Nordamerika, im Habitus durchaus an *Phyllocladus* erinnernd.

## Araucariaceae

von

**R. Pilger.**

Mit 7 Figuren

*Araucariaceae* Strasburger, Conif. und Gnet. (1872) 25 pr. p.; Neger, Die Nadelhölzer (Coniferen) und übrigen Gymnospermen, in Sammlung Göschen no 355 (1907) 24 u. 32—37.

**Wichtigste Literatur:** H. Schacht, Über den Stamm und die Wurzel der *Araucaria brasiliensis*, in Bot. Zeit. XX (1862) 409—414, 419—423, T. 13—14. — A. W. Eichler, in Martius, Flora Brasiliensis IV. 1 (1863) 423—428, T. 110—112; *Coniferae-Pinoideae-Abietineae-Araucariinae* in E. P. 1. Aufl. II. 1 (1889) 66—69. — Parlatores, *Coniferae-Abietineae-Araucariaceae* in DC. Prodr. XVI. 2. (1868) 363, 369—377. — Siebold et Zuccarini, Flora Japon. II (edid. Miquel 1870) 76—78, T. 138—140. — C. Winkler, Zur Anatomie von *Araucaria brasiliensis*, in Bot. Zeit. XXX (1872) 581—585, T. 7. — G. Bentham, *Coniferae-Araucarieae*,

in Benth. et Hook. f. Gen. Plant. III (1880) 423 et 435—438 (inkl. *Cunninghamia* et *Sciadopitys*). — O. Markfeldt, Über das Verhalten der Blattspurstränge immergrüner Pflanzen beim Dickenwachstum des Stammes, in Flora LXVIII (1885) 33—39, 81—90, 99—113, T. 2. — F. W. Neger, Die Araucarienwälder in Chile und Argentinien, in Forstl.-naturw. Zeitschrift VI (1897) 416—426, T. 1—4. — T. Kirk, The Forest Flora of New Zealand (1889). — W. C. Worsdell, Observations on the vascular system of the female „flowers“ of *Coniferae*, in Ann. of Bot. XIII (1899) 527—547, T. 27. — Arthur H. Burtt, Über den Habitus der Coniferen, Inaug.-Diss. Tübingen (1899). — O. Warburg, Monsunia I (1900) 182—187, T. 10. — H. Schenk, in Karsten und Schenk, Vegetationsbilder, 1. Reihe, 1. Heft (1904) T. 6. — D. P. Penhallow, The anatomy of the Coniferales, in The Americ. Natur. XXXVIII (1904) 523—528 (betr. Harz-Tracheiden). — G. Lopriore, Über die Vielkernigkeit der Pollenkörper und Pollenschläuche von *Araucaria Bidwillii* Hook., in Ber. Deutsch. Bot. Ges. XXIII (1905) 385—346, T. 15. — A. C. Seward and S. O. Ford, The *Araucarieae*, recent and extinct, in Phil. Trans. Roy. Soc. London Series B. CXCVIII (1906) 305—411, T. 23—24. — R. B. Thomson, The *Araucarieae* — a protosiphonogamic method of fertilization, in Science N. S. XXV (1907) 271—272; On the comparative anatomy and affinities of the *Araucarineae*, in Phil. Trans. Roy. Soc. London Series B CCIV (1914) 1—50, T. 1—7. — K. Reiche, Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Chile, in Engler und Drude, Die Vegetation der Erde VIII (1907). — F. J. E. Shaw, The seedling structure of *Araucaria Bidwillii*, in Ann. of Bot. XXXIII (1909) 321—334, T. 21. — E. Barsali, Studio sul gen. *Araucaria* Juss. Mem. Soc. Toscana Sc. Nat. Pisa XXV (1909) Sep. 42 S., 1 T. — R. T. Baker and H. G. Smith, A Research on the Pines of Australia, Technol. Mus. N. S. Wales, Technol. Educ. Series no 16 (1910) 315—393. — J. P. Lotsy, Vorträge über Stammesgeschichte III. 1. (1911) 16—51. — F. W. Foxworth, in Philipp. Journ. Sc. VI (1911) 167—169. — A. J. Eames, The morphology of *Agathis australis*, in Ann. of Bot. XXVII (1913) 1—38, T. 1—4. — L. L. Burlingame, The morphology of *Araucaria brasiliensis*. I. The staminate cone and male gametophyte, in Bot. Gaz. LV (1913) 97—114, T. 4—5; II. The ovulate cone and female gametophyte, l. c. LVII (1914) 490—508, T. 25—27; III. Fertilization, the embryo, and the seed, l. c. LIX (1915) 1—39, T. 1—3; The origin and relationships of the Araucarians, l. c. LX (1915) 1—26, 89—114. — A. Tison, Sur la persistance de la nervation dichotomique chez les Conifères, in Bull. Soc. Linn. Normandie 6. Sér. IV. (1913) 30—45, T. 4—5. — J. von Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 3. Aufl. I (1914), Abschnitt Kopale, 327—363. — Samuel J. Record, Significance of resinous tracheids, in Bot. Gaz. LXVI (1918) 61—67. — J. Angli, La »*Araucaria araucana*« (Mol.) Koch y su resina, in Bol. Acad. Nacion. Cienc. en Córdoba (República Argentina) XXIII (1918) 1—84. — S. L. Ghose, A Contribution to the Morphology of *Agathis ovata* (Moore) Warb., in Journ. Indian Botan. Soc. IV (1924) 79—86, T. 1—2; The Origin and Relationships of the *Araucarineae*, l. c. 89 bis 100. —

**Merkmale.** Blüten diözisch oder selten monözisch. ♂ Blüten groß, zapfenförmig, axillär oder an kurzen Zweigen endständig; Stam. zahlreich spiraling, das Filament in eine derbe Antherenschuppe verbreitert; Sporangien in größerer Anzahl, frei, linealisch, an der Unterseite der Antherenschuppe entspringend. ♀ Zapfen an kurzen Zweigen endständig, Fruchtzapfen groß, rundlich, zerfallend; Carp. sehr zahlreich, spiraling dicht deckend, meist breit, selten schmäler und konisch, geflügelt oder ungeflügelt, mit verdicktem Ende, das von außen allein sichtbar den Zapfen gefeldert erscheinen lässt, bei *Araucaria* mit abgesetzter scharfer Spitze; Ligularschuppe bei *Araucaria* entwickelt, schmäler als Carp., ihm oberseits größtenteils angewachsen, nur an der Spitze frei, bei *Agathis* fehlend; Samenanlage 1, mit der Mikropyle der Basis des Carp. zugekehrt, bei *Araucaria* in das Gewebe der Ligularschuppe eingesenkt (das Integument völlig mit dieser verwachsen), bei *Agathis* frei, an der Basis schmal angeheftet; Nucellus frei; Keimblätter 2, selten 4, Keimung unterirdisch oder oberirdisch. — Baumförmige Arten der südlichen Hemisphäre, mit breiten oder nadelartigen, zusammengedrückten Blättern.

**Vegetationsorgane.** Unter den Araucariaceen begegnen uns nur baumförmige Ge-  
stalten; sie gehören vielfach zu den schönsten und gewaltigsten Formen ihrer heimatlichen Flora. So wird für *Araucaria araucana* und *A. excelsa*, für *Agathis alba* und *A. australis* eine Höhe bis zu 50—60 m angegeben, andere Arten stehen ihnen an Größe kaum nach. Der mächtige säulenförmige Stamm ist bis hoch hinauf astfrei, und die Krone ist in regelmäßiger Verästelung ausgebreitet. Diese überraschend regelmäßige Architektonik des Aufbaues ist allgemein für die so häufig in kleinen Exemplaren als Zimmerschmuck kultivierte *Araucaria excelsa* bekannt, die ihre wirtelartig gestellten Äste horizontal ausbreitet, während die kleineren Zweige zweireihig abwechselnd angeordnet und oft etwas hängend sind; die Triebe zweiter Ordnung an den Seitentrieben der Hauptachse bleiben stets unverzweigt. *Araucaria angustifolia* ist in jüngeren Exemplaren von konischer Form, später

besitzt der Stamm eine flache Schirmkrone mit weit ausladenden Ästen, die zu 4—8 wirtelartig entspringen und nur nach oben zu mit Seitenzweigen besetzt sind. Ähnliches gilt für *A. araucana*. Bei *Agathis alba* tragen die horizontalen Äste nach der Spitze zu einige Quirle von Seitenästen; die früheren Quirle, deren Narben noch sichtbar sind, sind abgeworfen.

Charakteristisch ist die Persistenz der Blätter und späterhin der Blattkissen, was mehr noch für *Araucaria* als für *Agathis* gilt. Auch an dickeren Zweigen der *Araucaria*-Arten sind die Spreiten noch vorhanden, wenn die Blattkissen durch das Dickenwachstum schon in die Breite gezogen sind und die zuerst die Zweige dicht bedeckenden Blätter eine mehr lockere Stellung gewonnen haben. Nach Abfall der Spreiten bleiben auch weiterhin die Blattkissen noch deutlich, schließlich werden sie rissig, bis sie durch die Borkebildung abgeworfen werden.

In bezug auf die Knospenbildung sind die beiden Gattungen erheblich verschieden. *Agathis* besitzt an den Triebenden behüllte rundliche Knospen mit derben kleinen breiten Knospenschuppen, während bei *Araucaria* keine deutlich abgesetzten Knospen vorhanden sind; meist dienen nur kleinere Blätter zum Schutz der Triebspitze, und diese sind öfters persistent, so daß sie z. B. an den Zweigen von *Araucaria Bidwillii* in regelmäßigen Intervallen als kleine Laubblätter sichtbar sind. Von *Agathis alba* berichtet Volken, daß das Austreiben der Endknospe sehr rasch vor sich geht, in wenigen Tagen wird ein neuer Quirl von Seitenzweigen und ein neuer zentraler Zweig, der den Zweig fortsetzt, fertig gebildet. Die Endknospe ist bei *Agathis* (vgl. Burtt 1. c.) die einzige Knospe, die am Schub angelegt wird; sie enthält die Anlagen der jungen Seitentriebe erster Ordnung, die mit der Entfaltung der Endknospe zur Entwicklung gelangen. Die einzelnen Schübe sind durch Knospenschuppennarben getrennt. Noch deutlicher aber wird die Trennung durch Streckung der unteren Internodien jedes Schubes. Vergleichen wir z. B. *Abies*, so bleiben hier die Internodien der Knospenschuppen kurz; ferner entspringen die Seitenglieder stets darunter aus dem Gipfel des vorhergehenden Jahrestriebes (wo neben der Endknospe noch Seitenknospen angelegt werden). Bei *Agathis* verlängern sich die Internodien zwischen den oberen Schuppen, und aus den Achseln dieser Schuppen entspringen die Seitensprosse, die Verzweigung des Schubes ist also eine basale. Damit hängt es zusammen, daß die Seitensprosse an der Basis keine Schuppen tragen, sondern ihrer ganzen Länge nach mit Laubblättern besetzt sind.

Die Blätter der *Agathis*-Arten stehen am Hauptsproß spiraling, an den Seitentrieben stehen sie locker, ± entfernt voneinander, oft vorneweis genähert, fast gegenständig in einer Ebene ausgebreitet; sie sind von lederiger Konsistenz, groß, breit lanzettlich oder lanzettlich-eiförmig bis elliptisch, an der Basis ± in einen kurzen Stiel zusammengezogen, denen von *Podocarpus Sectio Nageia* durchaus ähnlich; die Nerven, die im unteren Teil des Blattes mehrfach dichotomisch geteilt sind und dann zahlreich parallel verlaufen, treten wenig hervor. Bei *Araucaria* bedecken die Blätter dicht in spiraler Folge übereinandergreifend die Zweige. Größere Blätter besitzen die Arten der Sektion *Colymbaea*. So sind bei *A. araucana* die außerordentlich starren, stachelspitzigen Blätter 3—5 cm lang, lanzettlich, breit ansitzend und herablaufend. Die parallelen Nerven, die auch hier dichotomisch sich teilen, sind kaum sichtbar. Bei der Sektion *Eutacta* sind die Blätter nadelartig, kleiner; als Typus kann *A. excelsa* und *A. Cunninghamii* gelten. Diese und verwandte Arten sind auch durch Dimorphismus der Blätter ausgezeichnet. An Zweigen älterer Äste und besonders an blühenden Zweigen sind sie bei *A. Cunninghamii* dicht gestellt, nach dem Zweig zu eingebogen, nur wenige Millimeter lang, breitlich, spitz, auf dem Rücken gekielt, an jungen Pflanzen spreizend, bis 2 cm lang, zusammengedrückt kantig, pfriemlich, lanzettlich, breit ansitzend und kurz herablaufend; beide Formen sind nicht scharf getrennt, sondern durch Übergänge verbunden.

**Anatomie der Vegetationsorgane.** Im Bau des Stammes sind *Agathis* und *Araucaria* recht übereinstimmend (über allgemeinen Bau des Coniferen-Stammes vergl. bei *Pinaceae*). Bei manchen Arten heben sich die Jahresringe ziemlich gut voneinander ab, bei andern wiederum sind sie ganz undeutlich. Das Mark nimmt einen verhältnismäßig breiten Raum ein, es ist stärker als bei anderen Coniferen-Gruppen entwickelt; die Parenchymzellen sind oft mit taninhaltigem oder schleimigem Inhalt versehen, zwischen sie sind zahlreiche große, verzweigte Sklereiden gelagert. Im primären Xylem kommen Tracheiden mit Spiralverdickung und solche mit Hoftüpfeln vor.

Die Tracheiden des sekundären Zuwachses führen Hoftüpfel an den Rachialwänden, im Herbstholt gelegentlich auch an den Tangentialwänden. Die Tüpfel sind vielfach in mehreren (3—4) alternierenden Reihen vorhanden, von polygonalem Umriß, und stoßen dicht aneinander (doch kommen auch nur 1—2 Reihen vor, und im älteren Holz ist öfters die Tüpfelung reduziert und beschränkt sich auf die Enden der Tracheiden). Diese »araukarioide« primitive Tüpfelung ist ein wichtiges Charakteristikum der Familie gegenüber allen anderen Familien der Coniferen. Nach Thomson kann ein Torus entwickelt sein oder fehlen, auch kann die Schließhaut, die immer an der jungen Tracheide vorhanden ist, später reduziert werden oder verschwinden. An den Stellen, wo die Tracheiden mit den Markstrahlen in Berührung stehen, finden sich immer mehrreihige Hoftüpfel, selbst wenn die Tüpfelung an den nach oben oder unten angrenzenden Teilen der Tracheiden reduziert ist oder fehlt. Der Porus ist hier oblong und schief. Die Wände der Markstrahlzellen sind dünn. In den den Marktstrahlen anliegenden Tracheiden wird vielfach Harz abgelagert, dessen Menge bei den Arten verschieden ist; ein weiter spezialisiertes harzführendes Gewebe ist nicht vorhanden.

Die Bildung des Harzes erfolgt in den Parenchymzellen der Markstrahlen; dieses wird dann in die Tracheiden ausgeschieden. Ist das flüssige Harz in genügender Menge vorhanden, um mit der gegenüberliegenden Wand in Kontakt zu kommen, so breitet es sich in der Art eines Tropfens in einer dünnen Röhre so aus, daß zwei breitere Grundflächen auf den Wänden durch eine dünne Platte doppelt bogenförmig verbunden sind, das ganze Gebilde also ungefähr die Gestalt eines liegenden doppelten T annehmen kann. Die Tracheide erscheint dann gefächert. Bei geringerer Menge bildet das Harz einsitzige Vorsprünge an den Wänden. Dieselben Ansammlungen von Harz in den an Markstrahlen angrenzenden Tracheiden kommen auch bei *Pinus* vor.

Nach C. Müller sind Saniosche Balken bei *Araucaria* in den Tracheiden verbreitet (vergl. bei Anatomie der *Pinaceae*).

Die Markstrahlzellen sind dünnwandig und ungetüpfelt; die Markstrahlen sind gewöhnlich eine Zellreihe breit und bis 20 Zellreihen hoch.

In der primären Rinde kommen verzweigte Steinzellen und zahlreiche Gummi und Harz führende Kanäle vor, in der sekundären Rinde Bastzellen.

Wie bei den Pinaceen sind Bereicherungs- und kleine Ernährungswurzeln zu unterscheiden, welch letztere oft zahlreich dicht gedrängt die längeren Wurzeln umkleiden. Wurzelhaare sind bei den Araucariaceen nicht beobachtet worden, ebensowenig ektotrophe Mykorrhiza; dagegen kommt endotrophe Mykorrhiza vor, die Zellen der primären Rinde können von reichentwickeltem Mycel erfüllt sein. Die Zellen der primären Rinde sind abgesessen von den äußersten Schichten mit starken Verdickungsbändern versehen, die unregelmäßig auf allen Wänden verlaufen oder auf den Tangentialwänden mehr oder weniger fehlen. Die Wurzel ist stets diarch; seitlich an den Protoxylemsträngen finden sich im Zentralzylinder 4—5 Harzgänge. Im sekundären Holz sind keine Harzgänge vorhanden, dagegen viel Holzparenchym; die Markstrahlen sind eine Zellreihe breit und werden durch vertikale Parenchymreihen verbunden. In der sekundären Rinde finden sich längsgestreckte Harzgänge, mehr oder weniger zahlreiche spindelförmige Bastzellen und weiter nach außen Steinzellen, die zu einem Ringe zusammentreten können.

Blatt. *Agathis* ist ausgezeichnet durch die in der Fläche miteinander abwechselnden Sekretkanäle und Gefäßbündel sowie durch das Vorkommen großer, unregelmäßig geformter, verzweigter Idioblasten im Mesophyll, besonders bei Arten mit dickeren und steifen Blättern. An die Epidermis der Oberseite schließt sich ± reichlich stark verdicktes Hypoderm an, an der Epidermis der Unterseite ist dieses schwächer entwickelt. Das Mesophyll ist meist deutlich in Palissaden- und Schwammgewebe geschieden. Die Gefäßbündel sind von wenigen Bastzellen und Sekretzellen begleitet; das Transfusionsgewebe ist schwach, es wird nur durch wenige Netz-Tracheiden an den Seiten des Xylems repräsentiert. Die Spaltöffnungen liegen am Grunde einer becherförmigen Vertiefung.

Auch bei *Araucaria* finden sich überall, je nach den Arten verschieden zahlreich zerstreut, die großen Idioblasten im Mesophyll. Im Gegensatz zu *Agathis* ist aber das Transfusionsgewebe stark entwickelt, die Transfusionszellen bilden öfters geschlossene Massen gegenüber dem Xylem. Die Spaltöffnungen liegen am Grunde größerer Gruben,

in denen reichlich Wachs ausgeschieden wird, so daß die Anordnung der Spaltöffnungen in unregelmäßigen Reihen deutlich ist. Diese kommen entweder an beidenn Blattseiten vor (z. B. *A. araucana*, *A. angustifolia*) oder fast nur unterseits (*A. Bidwillii*) oder fast nur oberseits (*A. Rulei*). In der Sektion *Colymbaea* alternieren zahlreiche Nerven mit Harzkanälen, in der Sektion *Eutacta* gehen die Harzkanäle entweder zerstreut durch das Mesophyll ohne konstante Beziehung zu den Gefäßbündeln oder finden sich einzeln unter jedem Nerven, bei vierkantigem Querschnitt liegt häufig in jeder Ecke ein Harzkanal. Das Blatt wird von einem (z. B. *A. Cunninghamii*) oder mehreren Bündeln durchzogen, die seitlichen Bündel bestehen dann öfters unter Reduktion des eigentlichen Leitgewebes fast nur aus Transfusionszellen. Für beide Gattungen ist als bemerkenswert hervorzuheben, daß auch eigentliches zentripetales Xylem in wenigen Elementen vorkommt, wenn auch bei einigen Arten nur in den Keimblättern.

Ein auffallender anatomischer Charakter der Araucariaceen liegt im Verlauf und in der Persistenz der Blattspuren, also der Gefäßbündel, die vom Stamm nach den Blättern hinziehen. Wie überall bei den Coniferen hinterläßt der Austritt der Blattspuren eine Lücke im Zentralzylinder des Stammes. Infolge des Dickenwachstums tritt alljährlich ein Zerreissen der Blattspur ein, während gleichzeitig vom Spurcambium neue gefäßartige Elemente gebildet werden; scheinbar findet daher das Zerreissen nur auf der Oberseite der Spur statt. Diese Neubildung von gefäßartigen Elementen dauert bei den Coniferen im allgemeinen nur so lange an, als die Nadeln erhalten bleiben. Hiervon machen die Araucariaceen eine Ausnahme. Die Blattspuren werden auch nach Abfall der Blätter weiter verlängert und sind überall im sekundären Holz auch bei dickeren Stämmen kenntlich. Beim Verlauf durch den sekundären Zuwachs der ersten 2–3 Jahre sind die Blattspuren schräg aufwärts gerichtet, dann verlaufen sie horizontal durch das Holz in seiner ganzen Dicke, dann gehen sie steil aufwärts durch die innere Rinde, um außen in der Rinde im Übergang zur Blattbasis wieder horizontale Richtung anzunehmen. Die Harzkanäle der Rinde begleiten die Blattspuren in ihrem Verlauf durch die Blattbasis und stehen so im Zusammenhang mit denen der Spreite. Das ist ein primitives Verhalten, mit dem die Araucarien in Gegensatz zu den Pinaceen stehen. Bei *Araucaria* sind die Blattspuren in ihrem Verlauf durch das Holz einfach, erst in der Rinde findet eine Dichotomie statt, bei *Agathis* reicht die Teilung der Blattspuren bis zum Mark, schon von ihm geht eine doppelte Blattspur aus. Das läßt sich mit dem Verhalten der Cordaitaceen vergleichen, bei den Pinaceen kommt es nicht vor, daß im Holz eine doppelte Blattspur vorhanden ist, diese wird bei den Pinaceen erst an der Grenze des Holzes und in der Rinde mehr oder weniger deutlich ausgebildet. In den Blattstiel treten sowohl bei *Agathis* wie bei den großblättrigen Formen von *Araucaria* nach mehrfacher vorangehender Dichotomie in der Rinde eine Anzahl von Gefäßbündeln ein, die weiter geteilt, der dichotom-parallelen Nervatur des Blattes den Ursprung geben.

**Blütenverhältnisse.** Die Blüten der Araucariaceen sind meist diözisch, doch wird auch öfter Monözie angegeben, so von Kirk für *Agathis australis* und von Lopriore für *Araucaria Bidwillii*.

♂ Blüten. Bei der Gattung *Araucaria* sind die zylindrischen männlichen Blüten durch ihre Größe ausgezeichnet, der Unterschied gegen den weiblichen Zapfen ist weniger ausgeprägt als bei anderen Coniferen; die Achse ist dick und trägt sehr zahlreiche dicht gestellte Stam. Bei *Araucaria angustifolia* erreicht beispielsweise die Blüte eine Länge von 15 cm bei 3 cm Durchmesser, bei *A. Bidwillii* 15–20 cm, bei *A. Rulei* sogar bis 24 cm. Die Blüte ist gewöhnlich endständig an einem verkürzten, beblätterten Seitenzweig und hebt sich von der sterilen Region gut ab (Fig. 137 ♂) oder geht auch bei Arten mit schuppigen Blättern unmerklich in diese über (z. B. *A. columnaris*). Die Stam. bestehen aus einem ± senkrecht von der Achse abstehenden Stiele, der sich zu einer doppelten Endschuppe verbreitert, die bei den Arten recht verschieden ausgebildet ist (Fig. 137 a, a<sub>1</sub>, Fig. 137).

Bei *A. araucana* (Fig. 138 a) ist der Stiel ungefähr 8 mm lang; die 15 mm lange Endschuppe ist aus herzförmigen Grunde lang pfriemlich verschmäler, erst aufwärts und dann wieder abwärts gekrümmmt. Die Blüte erscheint so mit langen gebogenen Stacheln bedeckt. Ähnlich ist die Endschuppe bei *A. excelsa*. Bei *A. angustifolia* oder *A. Rulei* ist die Endschuppe kürzer, breit herzförmig, kurz gespitzt, bei *A. Hunsteinii* schmal zungenförmig, lang gespitzt, 1 cm lang, am Rande fein gezähnelt. Die Zahl der Sporangien an

jedem Stam. beträgt 6—19; sie sind am unteren Teil der Endschuppe an der Unterseite befestigt (wobei sich meist 2 Reihen unterscheiden lassen), schmal linealisch, frei voneinander und dem Stiele des Stam. parallel gerichtet, mit Längsriß geöffnet. Die Pollenkörner sind kugelig, glatt, ungefügelt. Nach Burlingame hat die ♂ Blüte von *Araucaria angustifolia* ungefähr 1000 Stam., jedes derselben 10—15 Sporangien, deren jedes 500—1000 Pollenkörner enthält, so daß diese in ungeheurer Menge gebildet werden.



Fig. 137. *Araucaria angustifolia* (Bertol.) O. Ktze. Links oben ♂, rechts oben ♀ Blütenzweig, rechts unten Fr. Alle um etwas weniger als die Hälfte verkleinert. a Stb. von der Seite, a' vom Rücken, b Carpell (von d. Bl. rechts) von oben, b' von der Seite. Unten ist die angewachsene Sa., oben die Ligula. c Fruchtbare Zapfenschuppe von oben, c' von der Seite, d im Längsschnitt, e sterile Zapfenschuppe. (Aus der Flora Brasilienis, Conif. T. 110—112, a, a' etwas vergr., b, b' nat. Gr., c—e um die Hälfte verkleinert; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 68.)

Bei *Agathis* sind die ♂ Blüten kleiner und schärfer von der vegetativen Region gesondert; sie sind kurz gestielt, axillär oder etwas extraaxillär (Fig. 140), zylindrisch bis oblong, am Grunde von einigen kleinen, breiten sterilen Schuppen umgeben. Die Stam. sind außerordentlich dichtgestellt, viel kleiner als bei *Araucaria*, bei *A. alba* 4—6 mm lang; die Blüte ist hier bis 4—5 cm lang. Der kurze Stiel des Stam. geht in eine breite dickledrige Endschuppe über, deren Rand breit gerundet und etwas nach oben gebogen ist. Betrachtet man die Blüte von außen, so sieht man nur die Unterseite, die breit dreieckig mit abgestumpften Ecken oder, da die Basis des Dreiecks etwas gebogen ist, fast rhombisch erscheint. Die Sporangien sind unterseits befestigt und dem Stiel parallel gerichtet, ihre Zahl ist öfters nur gering (5—6), kann aber auch bis auf 14—15 steigen.

♀ Blüte und Fruchtzapfen. Die ♀ Blüten der Araucariaceen sind aus zahlreichen Carp. zusammengesetzt, die dicht spiralfig an der Blütenachse angeordnet sind. Jüngere Stadien sind selten in den Sammlungen vertreten, und so werden im folgenden die charakteristischen Merkmale der Zapfen und Carp. nach fortgeschrittenen oder reifen Stadien wesentlich beschrieben werden. Beide Gattungen besitzen große, rundliche Zapfen, die bei der Reife auseinanderfallen; die Carp. tragen nur eine Samenanlage, deren Mikropyle nach der Basis des Carp. zu gerichtet ist. In den Zapfen trägt nur ein Teil der Carp. einen Samen, an gewöhnlich der größeren Zahl wird der Same nicht ausgebildet. *Araucaria* ist dadurch ausgezeichnet, daß das Carp. auf seiner Bauchseite eine Ligularschuppe (Fig. 139 »l«) entwickelt, die zum größten Teil mit dem Carp. verwachsen ist und nur eine freie Spitze hat; in das Gewebe dieser Ligularschuppe ist die Samenanlage völlig eingehüttet. Die Ligularschuppe tritt bei den Arten ± deutlich hervor. Der Zapfen ist endständig an beblätterten Zweigen, und die Laubblätter gehen allmählich in Carp. über. Als Beispiel mag zunächst *Araucaria Bidwillii* dienen (Fig. 139 A). Der Zapfen ist fast kugelig und kann bis gegen 30 cm im Durchmesser erreichen; die breiten Carp. schieben sich im Zapfen übereinander und fallen leicht auseinander. Das einzelne Carp. ist breit rundlich, 5—5,5 cm, sogar auch bis 7 cm breit und 5—6 cm hoch. Dabei ist die 1 cm lange, abgesetzte, lanzettliche, spitze, scharf nach unten gebogene Spitze nicht mitgerechnet. Nach oben zu ist das Carp. stark verdickt, so daß es von außen breitgezogen rhombisch erscheint; über das Feld verläuft mitten eine scharfe Kante, die dem äußeren Rand des Carp. entspricht (Fig. 139 A 3). Am geschlossenen Zapfen (vergl. Fig. 137 für *A. angustifolia*) sieht man nur diese Felder. Die abgesetzte Spitze fällt bei den Arten zur Reifezeit oft ab, so daß nur die stumpfe Endfläche übrig bleibt (Fig. 137 ♀ und Frucht). Nach unten und nach den Seiten zu wird das Carp. von *A. Bidwillii* allmählich dünner, doch sind auch die breiten Ränder noch fest und derb. Unterhalb der abgesetzten Spitze erkennt man die freie Spitze der Ligularschuppe (Fig. 139 »l«); diese ist breit herzförmig, kurz gespitzt, derb; nach unten zu sind die Umrisse des angewachsenen Teiles der Ligularschuppe nach dem Samen zu zu verfolgen. Die Samenanlage ist mit dem Gewebe der Ligularschuppe völlig verwachsen und wendet die Mikropyle nach der Basis des Carp., doch ist das Gewebe des Integumentes von dem des Carp. und der Ligularschuppe deutlich unterscheidbar. Der Nucellus ist vom Integument völlig frei (Fig. 139 C). Der reife Same von *A. Bidwillii* ist bis 4½ cm lang, er verdickt sich außerordentlich stark, so daß er schließlich das umgebende Gewebe des Carp. und der Ligularschuppe zum Aufplatzen bringt und sich leicht von ihm löst. Der Same wird dann frei; er ist von gelblicher glatter, fester Schale umgeben, im Umriß konisch und so verdickt, daß sein unteres Ende (am Carp. nach oben zu) von oben gesehen fast quadratisch erscheint. Bei den anderen Arten bleibt der Same dauernd von dem erhärtenden Gewebe des Carp. und der Ligularschuppe umgeben, höchstens lösen sich bei der Reife Teile des Carp. ab, wie die abgesetzte Spitze, oder die dünnhäutigen Flügel bei *A. excelsa* und Verwandten.

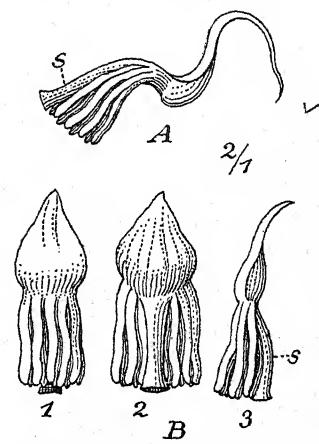


Fig. 138. A Stam. von *Araucaria araucana*, von der Seite. B Daselbe von *A. Rulei*, 1 von oben, 2 von unten, 3 von der Seite. (s = Stiel). (Original.)

Diese Flügelbildung ist besonders für Arten der Sektion *Eutacta* charakteristisch. Als Beispiel diene *A. Cunninghamii* (Fig. 139 D). Der Zapfen dieser Art ist ellipsoidisch, etwa 7 cm hoch, 5,5 cm breit; die sehr breiten, sich nach der Basis zu etwas verschmälernden Carp. sind ca. 2 cm hoch; die schmale, pfriemliche, abgesetzte Spitze ist hier scharf aufwärts gekrümmkt, 6 mm lang; die Ligularschuppe hat eine scharfe, freie Spitze. Der Same bildet den keilförmigen verdickten Mittelteil des Carp. Dieses ist an seinem oberen Rande nur im Mittelteil stark verdickt, so daß es von außen am Zapfen flach rhombisch erscheint (Fig. 139 D<sup>2</sup>), von diesem Mittelteil aus verdünnt sich das Carp.

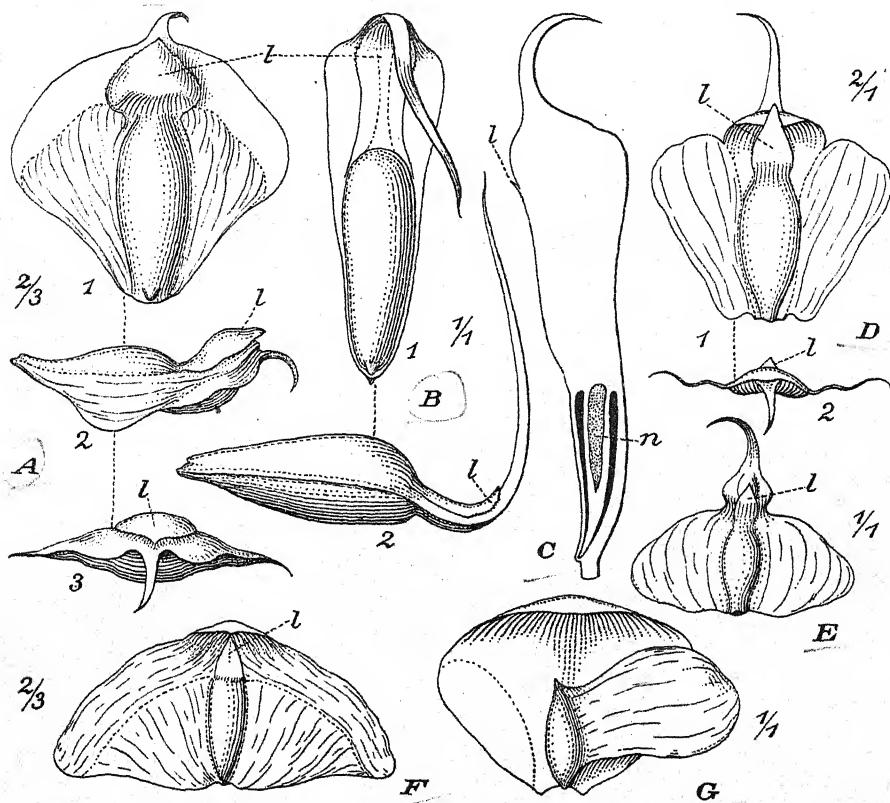


Fig. 139. Carp. von Araucaria und Agathis. — A *Araucaria Bidwillii*; 1 Carp. mit Samen und Ligularschuppe von der Oberseite; 2 dass. von der Seite; 3 dass. von außen; l Ligularschuppe. — B *A. araucana*; 1 und 2 wie bei A. — C *A. angustifolia*; Carp. mit Samenanlage durchschnitten; n der freie Nucellus. — D *A. Cunninghamii*; 1 Carp. mit Samen von der Oberseite; 2 dass. von außen. — E *A. Schumanniana*; Carp. mit Samen. — F *A. Klinkii* Lauterb.; Carp. mit Samen, Spitze abgefallen. — G *Agathis alba*; Carp. von oben gesehen, mit einseitig geflügeltem Samen; links Eindruck des Samens der Nachbarschuppe. (Original; außer C [nach Flora Brasil.].)

nach der Basis des Samens zu und von diesem aus erstrecken sich nach beiden Seiten zwei braune dünnhäutige Flügel. Besonders stark ist die Flügelbildung bei den drei in Neu-Guinea heimischen *Araucaria*-Arten, *A. Hunsteinii*, *A. Schumanniana* (Fig. 139 E) und *A. Klinkii* (Fig. 139 F). Bei *A. Schumanniana* ist der junge Zapfen ganz von den langen (bis 1,3 cm) starren, schmalen, zurückgebogenen Spitzen der Carp. bedeckt, die dann schließlich abfallen. Ohne diese Spitze ist das Carp. 1,7 cm lang. Das verdickte Ende ist flügellos, herzförmig, die dünnen Flügel gehen bogenförmig von der Basis des Endteiles herab; das freie Ende der Ligularschuppe ist nur ein kleines Spitzchen. Außergewöhnlich breite und zarte Flügel hat das Carp. von *A. Klinkii* (Fig. 139 F; an dem reifen Carp. ist die Spitze abgebrochen). Das Carp. ist 7 cm breit; der rhombisch ver-

dickte, von außen sichtbare Endteil ist nur 1,5 cm breit; die breiten Flügel sind dünnhäutig, nur der obere Rand, der sich vom rhombischen Endteil bogenförmig herabsenkt, ist etwas derber. Von dem freien herzförmigen Teil der Ligularschuppe ziehen deutlich die angewachsenen Ränder zu dem Samen in der Mitte des Carp. herunter.

Im Gegensatz zu den bisher erwähnten Formen sind *A. araucana* und *A. angustifolia* durch schmale ungeflügelte Carp. ausgezeichnet. Der mächtige Zapfen von *A. araucana* ist von den langen aufgebogenen Spitzen der Carp. bedeckt, die schließlich abbrechen. Das trockene, harte Carp. (Fig. 139 B) ist im Umrif keilförmig, den unteren Teil nimmt der stark anschwellende Same ein, der von dem erhärtenden Gewebe des Carp. umgeben ist und auch dauernd mit dem oberen Teil des Carp. in Verbindung bleibt; nur am Rande des Samens ist jederseits eine schmale Kante, der Rest des Flügels der oben beschriebenen Arten, sichtbar. Der Teil des Carp. über dem Samen verdickt sich nach oben zu, das breite Ende geht plötzlich in die schmale, lang verschmälerte bis über 3 cm lange Spizie aus. Das Carp. ohne Spizie ist bis 6 cm lang, wovon auf den Samen bis 4 cm kommen; viele Carp. entwickeln keinen Samen. Die Ligularschuppe ist deutlich oberhalb des Samens sichtbar, zungenförmig, mit freier Spizie. Das Carp. von *A. angustifolia* ist im Aufbau ähnlich, nur ist die Ligularschuppe wenig ausgeprägt, das freie Spitzchen ganz klein (Fig. 139 C, Fig. 137 b, b<sub>1</sub>). Fig. 137 zeigt auch den Fruchtzapfen mit den rhombischen Außenfeldern, an denen die Spitzen schon abgefallen sind, während rechts oben die Blüte die herabgebogenen Spitzen zeigt. Nach dem Vorstehenden wird wie überall bei den Coniferen der Zapfen als eine Blüte angesehen (vergl. auch unter »Verwandt. Beziehungen«); das Carp. entwickelt eine einer Ligula morphologisch gleichwertige Emergenz, die mit ihm größtenteils völlig verwachsen ist und oberseits die Samenanlage trägt. Man kann wohl annehmen, daß diese Struktur von einer Form ausgeht, wie sie bei *Saxegothaea* zu finden ist. Norén hat für diese Podocarpaceen-Gattung gezeigt, daß die Samenanlage ursprünglich gerade aufwärts gerichtet an der Basis des Carp. steht, nach außen zu von dem kleinen Epimatium umgeben, mit dem sie am Grunde in Verbindung steht. Erst durch nachträgliches Wachstum der Carpellbasis kommt die Samenanlage in die Lage, in der sie ihre Mikropyle nach der Carpellbasis wendet. Bei den Podocarpaceen geht die phylogenetische Entwicklung in der Richtung vor sich, daß das Epimatium, das der Ligularschuppe homolog ist, dem Carp. gegenüber an Größe gewinnt und daß die Samenanlage völlig auf das Epimatium übergeht und schließlich mit diesem, das um die Samenanlage herumgeschlagen ist, verwächst (*Podocarpus*). Bei *Araucaria* bleibt das Carp. groß; eine starke Entwicklung seiner Basis bedingt, daß die Basis der Samenanlage weiter nach oben auf seiner Fläche liegt. Mit dem Carp. ist die Ligularschuppe größtenteils verwachsen, und sie umgibt auch außen die Samenanlage. Untersuchungen über junge Stadien der Entwicklung von Carp. und Samenanlage wären sehr wünschenswert.

Die Gattung *Agathis* unterscheidet sich von *Araucaria* dadurch, daß keine Ligularschuppe vorhanden ist und daß die Samenanlage vom Fruchtblatt frei ist. Es ist die Ansicht geäußert worden (z. B. von Eames), daß hier eine Vereinfachung der Struktur durch Verwachsung von Carp. und Ligularschuppe (resp. Braktee und Fruchtschuppe) vorliegt, eine Ansicht, die kaum durch zureichende Gründe gestützt ist. Der Gefäßbündelverlauf kann nicht zum Beweise herangezogen werden.

Bei der Sektion *Eutacta* von *Araucaria* wird zunächst vom Gefäßbündelsystem der Zapfenachse ein Bündel abgegeben, das sich schon in der Rinde teilt, wobei das obere Bündel umgekehrte Orientierung zum unteren gewinnt. Beide Bündel teilen sich nach Eintritt in das Carp. mehrmals, so daß 2 horizontale Reihen von Bündeln im Carp. entstehen, die ihr Xylem gegeneinander kehren; das eine System ist für das Carp., das andere für die Ligularschuppe bestimmt. Die Bündel der Ligularschuppe verlaufen regelmäßig durch diese hindurch bis nach der Basis der Samenanlage, öfters auch noch darüber hinaus, dann verschwindet diese Serie; das Integument der Samenanlage bildet mit der Ligularschuppe ein Gewebe, für dasselbe ist also keine besondere Bündelversorgung nötig. Bei Arten der Sektion *Colymbaea* (*A. araucana*, *A. angustifolia*) wird keine obere Reihe gebildet, die Versorgung der Samenanlage mit Gefäßbündeln leitet sich von der unteren Reihe her, indem erst nahe der Basis der Samenanlage Zweige für diese abgegeben werden. Wesentlich anders verhält sich *A. Bidwillii*. Hier gehen von vornherein vom Zentralzylinder der Achse zwei getrennte Bündel aus, die sich einander nähern

können, aber ihre Unabhängigkeit behalten; das untere Bündel bildet im Carp. durch Teilung eine Reihe von zahlreichen Bündeln, das obere ebenso eine Reihe mit umgekehrter Orientierung für die Ligularschuppe und die Samenanlage. Bei *Agathis* ist das Verhalten ähnlich wie bei *A. araucana* und *A. angustifolia*. Bei *Agathis australis* teilt sich das eine Bündel kurz vor dem Eintritt in das Carp. in drei Bündel, das mittlere bleibt unverzweigt, die seitlichen teilen sich weiter und bilden eine Reihe bis zu zwanzig. Unter der Samenanlage gibt das Mittelbündel ein kleineres ab, das gleich umgekehrte Orientierung gewinnt und sich in zwei teilt, die in die Basis der Samenanlage eintreten. Bei anderen Arten (*A. alba*) wird eine größere Zahl von Bündeln für die Samenanlage abgegeben.

Wie ersichtlich, gibt der Gefäßbündelverlauf keinen Anhalt zur Entscheidung der Frage, ob bei *Agathis* die Ligularschuppe fehlt oder mit dem Carp. völlig verwachsen ist.

Die Samenanlage ist bei *Agathis* frei; das spricht dafür, daß die Ligularschuppe, in deren Gewebe bei *Araucaria* die Samenanlage eingesenkt ist, hier fehlt. Die Zapfen der *Agathis*-Arten sind rundlich, an kurzen Zweigen endständig, die schließlich abfallige Schuppenblätter tragen. Die Carp. entwickeln hier keine abgesetzten Spitzen; die breiten, dachig dekkenden, ineinandergefügten Schuppen bilden eine glatte Oberfläche, von außen sind die breitgezogenen Enden der Carp. sichtbar. Die Zapfen fallen leicht auseinander, nur die obersten Schuppen bleiben aneinander hängen. Bei *A. alba*, deren Typus auch die anderen Arten entsprechen, sind die Zapfen bis 10



Fig. 140. *Agathis alba* (Lam.) Foxworthy. A Fr. mit einem hinterliegenden Blattzweig; a Frb. mit S. von der Innenseite (links der Eindruck einer Nachbarschuppe); a' S. mit einem Stück des Flügels im Längsschnitt (parallel zu letzterem); a'' Frb. mit Sa. im medianen Längsschnitt. B ♂ Bl. (supraaxillär); b Stb. von der Seite, b' vom Rücken, b'' im Querschnitt. A in  $\frac{1}{2}$ , B in  $\frac{1}{1}$  nat. Gr. (A u. a nach Bot. Mag. t. 5359, a' nach Richard, Conif. t. 19, die übrigen nach der Natur; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 66.)

bis 11 cm lang. Die Carp. (Fig. 139 G) sind nach oben zu stark verdickt, von außen gesehen ungefähr lanzettlich, im Umriß ungefähr breit dreieckig mit abgerundeten Ecken, die breiteste Seite nach außen. Die Breite beträgt bis 4,5 cm, die Höhe etwas weniger. Die Samenanlage ist ungefähr in der Mitte der Schuppe an einer relativ kleinen Stelle befestigt, sie ist vom Fruchtblatt frei, rings vom Integument umgeben und wendet ihre Mikropyle der Basis des Carp. zu; der Nucellus ist frei. Der Same entwickelt einen einseitigen, dünnhäutigen Flügel (der also hier bei dem freien Samen vom Integument ausgeht), der über den Rand des Carp. herausragt. Bei *Agathis australis* ist der Endteil des Carp. von außen gesehen schmal oval, in der Mitte in eine kleine stumpfe Spitze vorgezogen; der Flügel des Samens ragt über den Rand des Carp., das etwa 2 cm hoch und ebenso breit ist, nicht hinaus; bei *A. ovata* ist das Carp. flacher, der verdickte Endteil

ist von außen gesehen breit dreieckig, stumpf, also verhältnismäßig viel stärker hervortend, das Carp. ist 1,4 cm hoch und 1,2 cm breit.

**Bestäubung und Embryologie.** In bezug auf die Bestäubung ist bei den *A.* insofern ein bemerkenswertes Verhalten ausgebildet, als die Pollenkörner nicht direkt zur Mikropyle der Samenanlage gelangen, sondern von ihr entfernt auf das Carp. fallen und ihre Schläuche zur Mikropyle hin treiben. Bei *Araucaria* liegen sie auf der Ligularschuppe oder dem Carp. in der Nähe der Ligula-Spitze, wo sie zum Pollenschlauch auswachsen. Dieser verzweigt sich reichlich; ein Hauptast verläuft ± geradewegs zum Nucellus; von ihm gehen andere Äste aus, die in allen Richtungen über die Oberfläche der benachbarten Carp. hinkriechen und losgelöst wie ein feines Spinngewebe erscheinen. Bei *Agathis* liegen die Pollenkörner in der Achsel des Carp.; beim Austreiben werden Verästelungen des Pollenschlauches nach verschiedenen Richtungen ausgesandt, sowohl in den Nucellus, als auch in umgekehrter Richtung in die Rinde der Zapfenachse; hier können sie in unregelmäßigem Verlauf sogar bis in das Xylem vordringen. In den Nucellus treten die Pollenschläuche so zahlreich ein, daß das Gewebe fast ganz zerstört wird; diese Zerstörung ist also eine Wirkung der Pollenschläuche, vorher findet keine Desorganisation statt, um ihnen den Weg zu ebnen.

Weiter sind die *A.* ausgezeichnet durch die große Zahl der Prothalliumzellen resp. -kerne. Diese sind noch viel zahlreicher als bei den Podocarpaceen. Die erste Teilung im Pollenkorn trennt eine relativ kleine Prothalliumzelle ab. Diese teilt sich weiter, so daß eine unregelmäßige Gruppe von Zellen entsteht; nach Bildung von etwa 15 Zellen verschwinden die Wände, die Kerne werden frei und vermehren sich dann noch bis auf mindestens 20 und höchstens 44, die später im Pollenschlauch zu finden sind. Aus der anderen Zelle im Pollenkorn wird durch Teilung die generative Zelle und die zum Pollenschlauch auswachsende Zelle gebildet. Erstere teilt sich in Stielzelle und Körperzelle; die Stielzelle verschwindet bald. Das reife Pollenkorn enthält also (Fig. 141) den Schlauchkern (*s*), die Körperzelle (*k*), die Prothalliumkerne (*p*) und zahlreiche große Stärkekörper (*stk*). Im Pollenschlauch teilt sich der Kern der Körperzelle, noch ehe der Nucellus von ihm erreicht ist. Die Kerne, die von auffallender Größe sind, bleiben längere Zeit zusammen und können sogar dicht nebeneinander in das Archegonium eintreten; das Cytoplasma teilt sich viel später als die Kerne. Häufig degeneriert dann einer der 3 Kerne.

Die Entwicklung von dem Erscheinen der Samenanlage bis zur Reife nimmt 2–3 Jahr in Anspruch. Über den Verlauf bei *Agathis australis* sind wir durch Untersuchungen von Eames unterrichtet, während Burlingame *Araucaria angustifolia* (*A. brasiliensis*) behandelt. Im wesentlichen stimmen beide Gattungen überein, doch sind im einzelnen Unterschiede vorhanden.

Die Megasporen-Membran ist schwach entwickelt, bei *Agathis* aber nach oben zu verdickt, so daß sie über der Spitze des Gametophyten eine Art Kappe bildet; diese Differenzierung ist bei *Araucaria* nicht vorhanden. Die Anzahl der freien Kerne im Embryosack, bevor Wandbildung einsetzt, ist bei *Araucaria* sehr groß, etwa bis zu 2000. Der reife Gametophyt ist keulenförmig, der obere breitere Teil trägt die Archegonien. Deren Zahl variiert von 3–25, die gewöhnliche Anzahl ist 8–15. Sie nehmen ihren Ursprung von Oberflächenzellen des Gametophyten, doch werden sie später oft verlagert und von Nachbarzellen überwachsen, so daß sie dann teilweise scheinbar tiefer im Gewebe stecken. Ihre Anordnung ist unregelmäßig, sie liegen entweder einzeln oder in Gruppen; auch ist die Zeit ihrer Reife verschieden. Die Zahl der Halszellen beträgt gewöhnlich 12; sie sind meist in einer Schicht angeordnet. Ein Bauchkanalkern wird abgetrennt, doch degeneriert er bald wieder und verschwindet. Bei *Agathis* dient die verdickte Kuppe der Ma-

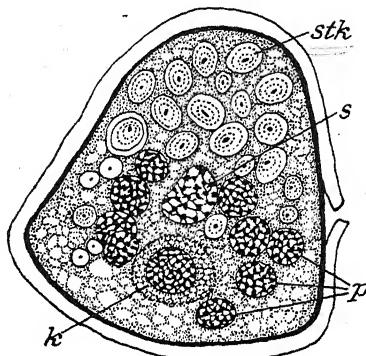


Fig. 141. Reifes Pollenkorn von *Araucaria angustifolia*. *s* Schlauchkern, *k* Körperzelle, *p* Prothalliumkerne, *stk* Stärkekörper. (Nach Burlingame, 1918.)

gasporen-Membran dazu, die Pollenschläuche beim Vordringen abzuleiten, so daß sie mehr seitlich in das Archegonium eintreten; dadurch werden die oberen, teilweise noch nicht befruchtungsreifen Archegonien vor dem Druck der Pollenschläuche geschützt. Auch bei *Araucaria* ist der Verlauf des Pollenschlauches nach Erreichung des Gametophyten nicht immer ein direkter; der Pollenschlauch kann zwischen der Megasporen-Membran und dem Gametophyten entlang wandern und sich dann erst einwärts zu einem Archegonium wenden.

Auf die Befruchtung folgt sogleich Teilung des Eikerns; nach der 5.—6. Teilung (32—64 freie Kerne) setzt Wandbildung ein. Der Proembryo ist im jungen Stadium eine runde Gruppe von Zellen; im Zentrum liegen etwa 8—10 Zellen, aus denen später der Embryo hervorgeht; diese zentrale Gruppe ist von einer Lage von Zellen umgeben, in der

dann zunächst eine starke Differenzierung in einen oberen und unteren Teil stattfindet, so daß der weiter entwickelte Embryo drei Zell-Lagen unterscheiden läßt. In der unteren Gruppe (vom Hals des Archegoniums abgewandt) finden nur wenige Teilungen statt; die Zellen verlängern sich und heben sich deutlich von der mittleren (Embryo-)Gruppe ab. Sie bilden eine Art Kappe, die die mittlere Gruppe auch seitlich umgibt und meist als ein Schutzorgan für den Embryo bei dessen Vorrücken in das Nährgewebe betrachtet wird; Burlingame meint, daß ihre Funktion eher in der Ausscheidung auflösender Enzyme zu suchen ist. In der oberen Gruppe verlängern sich die Zellen stark und erfahren Querteilungen; sie bilden den Suspensor, der dann den Embryo in das Endosperm vorschiebt; zuerst verlängert sich diese Gruppe bis zur Spitze des Archegoniums, dann folgt die Verlängerung nach unten. Nunmehr teilen sich die Zellen der Embryo-Gruppe rasch, während die Kappe verschwindet. Bei der weiteren Entwicklung wird der obere Teil des Endosperms desorganisiert, der untere verbreitert sich, so daß die keulige Gestalt umgekehrt wird. Im Gametophyten können mehrere Embryonen entstehen, doch nimmt einer schließlich eine zentrale Stellung im Endosperm ein und entwickelt sich allein weiter.

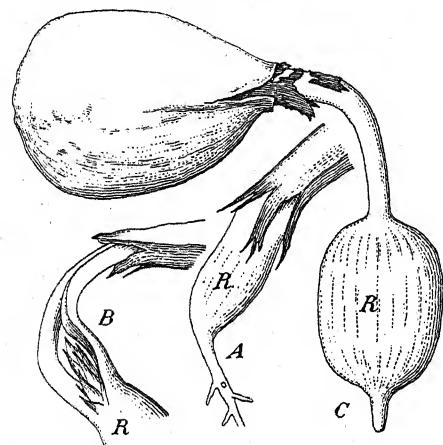


Fig. 142: Keimung von *Araucaria*. A *Araucaria uraucana*, Beginn der Keimung [nur die Basis des Samens in der Figur angegeben]; R Hypokotyl. B Dieselbe, späteres Stadium, zwischen den Basen der Kotyledonen wird die Plumula sichtbar. C *Araucaria Bidwillii*, Keimpflanze mit dem rübenförmig angeschwollenen Hypokotyl R, die Kotyledonen teilweise im Samen eingeschlossen. (Nach Hickel, in Bull. Soc. Dendr. France 1911.)

entstehen, deren Suspensoren sich verschlingen, und entwickelt sich allein weiter.

Hervorzuheben ist, daß der Proembryo bei den Araucariaceen eine andere Gruppierung der Zellen aufweist, als sie sonst bei den Coniferen üblich ist, wo die Spitzengruppe den Embryo bildet und die darüber liegende Schicht den Suspensor; die Kappendarstellung an der Spitze des Proembryo ist eine Besonderheit der Araucariaceen.

Der reife Embryo besitzt 2 Kotyledonen, die eine große Länge erreichen; bei *Araucaria angustifolia* sind sie zur Zeit des Abfallens des Samens ungefähr 3 cm lang, während das Hypokotyl 5—6 mm lang ist. Das Endosperm ist mehlig-fleischig und enthält viele kleine Stärkekörner und große Proteinkörner. Der Nucellus bleibt als deutliche Schicht innerhalb der Samenschale erhalten. Burlingame berichtet, daß auch nach dem Abfall vom Baume der Embryo sein Wachstum noch innerhalb des Samens fortsetzt.

Die Keimung findet bei *Araucaria*-Arten oft schon auf dem Zapfen vor dessen Zerfall statt. In der Gestalt der Keimpflanzen sind bemerkenswerte Unterschiede vorhanden. Bei den Arten der Sektion *Colymbaea* von *Araucaria* schwoll die junge Achse bald rübenförmig an; die Stiele der Kotyledonen bilden eine geschlossene Röhre, die die Plumula umgibt; später wird diese Röhre an der Basis der Plumula durch einen Ring von Korkzellen abgeschnitten (Fig. 142). Der Keimling kann, nachdem er sich vom Samen gelöst

hat, eine längere Ruheperiode durchmachen, z. B. aus seiner Heimat nach Europa gesandt werden, ohne seine Keimkraft zu verlieren. Das Hypokotyl bildet ein stärkereiches Reserveorgan. Bei den Arten der Sektion *Eutacta* von *Araucaria* verläuft die Keimung wesentlich anders; der Keimling besitzt ein dünnes Hypokotyl und zwei (oder vier) sich ausbreitende Keimblätter. Das gilt auch für die Gattung *Agathis*.

**Geographische Verbreitung.** Die Arten beider Gattungen sind nur auf der südlichen Hemisphäre verbreitet und zwar besonders im Monsungebiet, wo ihre Zahl in der Araucarien-Provinz (Ostaustralien, Norfolk-Insel, Neu-Kaledonien) am größten ist. Erstaunlich ist der Reichtum an endemischen Arten auf Neu-Kaledonien, wo mindestens 5 *Araucaria*-Arten und mehrere *Agathis* vorkommen. *Araucaria* reicht westlich nur bis Neu-Guinea; in Ostaustralien ist die Gattung mit zwei Arten vertreten, auf der Norfolk-Insel ist *A. excelsa* heimisch. In Südamerika finden sich 2 Arten der Sektion *Colymbaea*, *A. araucana* in Chile (vgl. S. 263) und *A. angustifolia* in Südbrasilien (vgl. S. 265). *Agathis* geht bedeutend weiter nach Westen und zwar über die großen Sundainseln bis nach den Philippinen, nach der malaiischen Halbinsel und Cochinchina, fehlt aber in Südamerika; in Ostaustralien sind 3 Arten heimisch, dann auf Neu-Seeland die berühmte Kaurifichte, *A. australis*, mehrere Arten auf Neu-Kaledonien, je eine auf den Fidschi-Inseln und den Neuen Hebriden.

**Fossiles Vorkommen.** (R. Kräuse). Reste, die *Araucaria* und *Agathis* ähnlich sind, werden bereits aus palaeozoischen Schichten angegeben, doch ist es trotz großer äußerer Übereinstimmung zweifelhaft, z. B. für *Walchia*, wie weit es sich um wirkliche Verwandtschaft handelt. *Araucaria* findet sich wahrscheinlich schon im Perm, sicher aber ebenso wie *Agathis* seit dem oberen Jura. Dabei ist die Gruppe im Mesozoikum nicht auf die Südhälfte der Welt beschränkt. Im Norden scheint sie erst während des Tertiärs verschwunden zu sein.

**Verwandtschaftliche Beziehungen, Phylogenie.** Über die Beziehungen der Araucarien zu rezenten oder ausgestorbenen Pflanzengruppen sind recht verschiedene Ansichten geäußert worden. (Vgl. auch die ausführliche Übersicht bei Burlingame). Vielfach sind sie mit den Cordaiten in Verbindung gebracht worden. Dieser Ansicht ist z. B. Thomas, der wesentlich die Anatomie berücksichtigt. Nach ihm können sich die Araucarien nicht vom *Lycopodiales*-Stamm herleiten, denn sie besitzen Blattspurlücken, und dieser Umstand ist von ausschlaggebender Bedeutung. Die Blattspur-Unterbrechungen in der Stele des Stammes fehlen allen Gruppen, die mit den Lycopodialen in Verbindung stehen, sie sind charakteristisch für die Pteridophyten. Nach Thomas weist die Anatomie auf die *Cordaitales* hin. Wichtig in dieser Hinsicht sind auch die doppelten Blattspuren im sekundären Holz, die in keiner anderen Gruppe der Gymnospermen wiederkehren.

Anderer Ansicht ist Seward, der eher an eine Verbindung mit den *Lycopodiales* zu denken geneigt ist. Er lehnt eine Verwandtschaft mit den Cordaiten ab, zu deren Annahme eine Überschätzung der Ähnlichkeiten in Blattform und Stammanatomie führen kann. Der Typus der Tracheiden ist bei palaeozoischen Pflanzen weit verbreitet, die Blattform kehrt z. B. bei *Podocarpus* wieder. Die Natur der Reproduktionsorgane ist bei den Cordaiten weit verschieden. So müssen diese in der Phylogenie der Araucarien ausgeschaltet werden. Auch eine Verwandtschaft mit den Cycadeen und weiterhin den *Filicales* kommt nicht in Betracht. Eher sind nach Seward die Araucarien direkte Abkömmlinge des Lycopodialen-Stammes und zwar von Gruppen aus der Verwandtschaft der Selaginellen und Lepidodendren. Die Araucarien sind von primitivem Typus und gehören zu den ältesten Gruppen der Coniferen. Das große Alter südlicher Floren ist längst anerkannt, und so sehen wir in den rezenten Arten von *Araucaria* und *Agathis* Überbleibsel einer Gruppe von Gymnospermen vor uns, die einst auch nördlich des Äquators florierte und in der Vegetation der Erde einen Rang einnahm, den ihr jüngere Gruppen längst streitig gemacht haben. In bezug auf die ♀ Blüte kann man wohl *Lepidocarpon* als ein vermittelndes Glied zwischen dem Araucariensamen und dem normalen Sporangium von Lycopodialentypus ansehen. Allerdings ist der ♂ Zapfen ganz different. In bezug auf die Stammanatomie sind sicherlich starke Unterschiede vorhanden, doch sind diese vom Standpunkt der Verwandtschaft aus nicht unüberbrückbar. Das zentri-

petale Holz etwa der Lepidodendren und Sigillarien ist bei den Araucarien verschwunden, zwischen leiterförmigen und behöfteten Tüpfeln gibt es Übergänge. Dem Fehlen oder Vorhandensein von Blattspurlücken kann Seward keine allzu große Bedeutung beimessen.

Die Abietineen und die Araucarien sind hiernach verwandschaftlich weit voneinander entfernt. Im Gegensatz zu diesen Anschaungen hebt Eames hervor, daß die Embryologie der Araucarien nicht auf primitiven Typus der Gruppe hinweist, sondern daß stark spezialisierte Charaktere vorhanden sind. Solche zeigen sich in den Verzweigungen und den zahlreichen überzähligen Kernen des Pollenschlauches, in der Megasporenkappe zum Schutz der Archegonien, im Fehlen der Pollenkammer, im Bau des Proembryo; auch die große Zahl der Archegonien ist nichts primitives, sie beruht auf Prolififikation. Die Zapfen der Araucarien und der Abietineen sind als homolog zu betrachten, bei anscheinender Einfachheit der ersteren liegt, entsprechend der Entwicklung bei den Taxodieen, Verwachsung und Reduktion vor. Das erweist nach Eames schon der Gefäßbündelverlauf der Zapfenschuppen. Bei den *Araucaria*-Arten sind Braktee (Carpell) und Fruchtschuppe (Ligula) noch ± voneinander getrennt, bei *Agathis* hat die Vereinfachung noch einen höheren Grad erreicht, beide sind völlig miteinander verwachsen. Also auch die anscheinend einfache Schuppe von *Agathis* ist zusammengesetzt, der Zapfen ist seiner Natur nach derselbe wie bei *Abies*. Daraus ergibt sich, daß die Araucarien ein hochspezialisierter Zweig der Coniferen sind, der in seinem weit zurückgelegenen Ursprung auf einen Stamm von Abietineen-Charakter hinweist. Die rezenten Formen sind stark spezialisierte Reste, *Agathis* ist noch etwas weiter vorgeschritten als *Araucaria*.

Diesem Gedanken einer Homologisierung des ♀ Zapfens bei Araucarien und Pinaceen wird man ohne weiteres zustimmen müssen, allerdings unter der Voraussetzung, daß der Zapfen eine Einzelblüte, nicht ein Blütenstand ist, daß die Schuppen des Zapfens, ebenso wie die Deckschuppen der Abietineen Carpelle sind. Das Nähere hierüber ist in der allgemeinen Betrachtung über die Natur der Coniferenblüte nachzulesen. Verschiedene Forscher haben zwar den Zapfen der Araucarien und der Podocarpaceen den Charakter einer Einzelblüte zuerkannt, aber bei den Pinaceen von einem Blütenstand gesprochen. Lotsy geht so weit, die Coniferen in »Florale« und »Infloreszentiale« einzuteilen; das ist abzulehnen.

**Verwendung.** Eine Reihe von Arten liefern ausgezeichnetes Nutzholz. *Araucaria araucana*, *A. angustifolia*, *Agathis australis* und andere haben prachtvolle Stämme, die hoch hinauf astfrei sind, und da die Arten oft reichlich bis bestandbildend auftreten, so sind sie für die Gegenden, in denen sie vorkommen, von großer Bedeutung. So ist *Agathis australis* der wertvollste Baum Neu-Seelands, »the monarch of the New Zealand forests«, wie ihn Kirk nennt, sein Holz wird für Schiffsbau, Häuserbau und manche anderen Arbeiten benutzt. Das gleiche gilt für *Agathis robusta*, *Araucaria Bidwillii*, den Bunya-Bunya, und *A. Cunninghamii* in Ostaustralien; die Bestände der letzteren Art sind durch Abholzung sehr zurückgegangen. In Südbrazilien liefert *Araucaria angustifolia*, die in großen Beständen vorkommt, gutes Bau- und Tischlerholz.

Ferner werden die Samen von *Araucaria araucana* und *A. angustifolia* gegessen. Der kopfgroße, kugelige Zapfen der ersteren liefert 100—200 Samen; diese waren wegen ihres mehligem Endosperms das Hauptnahrungsmittel der Pehuenchen-Indianer Chiles, die bei ihrer Ernte religiöse Feste beginnen (vgl. Reiche I. c.). Auch heute sind die Samen (piñones) auf den Märkten eines großen Teiles von Chile zu finden. In Brasilien werden die Samen von *A. angustifolia* als Pinhos bezeichnet; sie dienen roh oder geröstet als verbreitetes Nahrungsmittel.

Mehrere *Agathis*-Arten haben als Lieferanten von Kopal für den Weltmarkt große Bedeutung. Die Kopale, die zu den wichtigsten Rohmaterialien für die Herstellung von Lacken und Firnissen gehören, stammen von Pflanzen verschiedener Familien. Man beglebt mit dem Namen Kopal (nach Wiesner I. c.) alle natürlichen, harten, erst bei hoher Temperatur schmelzenden, im Aussehen dem Bernstein sich nährenden Harze. Von *Agathis australis* (Neu-Seeland) stammt der Kauri-Kopal, der in seiner chemischen Zusammensetzung ganz einem Coniferen-Harz gleicht. Die Kauri-Fichte ist außerordentlich harzreich, aus der kleinsten Wunde wird Harz ausgeschwitzt. Es tritt zunächst als farblose Flüssigkeit aus, erhärtet aber bald und nimmt eine trübweisse Farbe an; oft finden

sich dichte Massen davon in den Ast-Gabelungen. Dieses Harz bildet den »Kauri-gum« des Handels. In viel größeren Mengen aber wird der eigentliche subfossile Kauri-Kopal gewonnen, der sich im Boden bis zu einer Tiefe von 2 m auf Geländen findet, wo früher Kauri-Wälder gestanden haben, und Jahr für Jahr ausgegraben wird. Er bildet unregelmäßig geformte Stücke verschiedener Größe, die oft viele Pfund schwer sind. Die Färbung des Kauri-Kopals ist wechselnd (von weißlich und gelblich bis zu licht- und tiefbraun), auch am selben Stück verschieden. Mehr oder weniger transparente Stücke werden am meisten geschätzt. Oberflächlich ist der Kopal von einer Verwitterungskruste bedeckt. Sein Geruch ist intensiv balsamisch. Geringere Mengen von Kauri-Kopal werden auch von Arten Neu-Kaledoniens (*A. ovata*) gewonnen. Die zweite Art Kopal, der Manila-Kopal des Handels, stammt von *Agathis alba* (*A. Dammara*, *Dammara orientalis*) und wird von den Sunda-Inseln, den Philippinen und Molukken aus in den Handel gebracht. Er ist mittelhart und variiert in der Farbe stark von weißlich-gelb bis braun; der Geruch ist wie beim Kauri-Kopal angenehm balsamisch. Das Harz sammelt sich an der Oberfläche frischer Schnitte und Wunden und erhärtet in großen Mengen, es findet sich auch in Klumpen am Boden am Grunde der Stämme. So kann es durch die Flüsse fortgeführt werden und sich an Uferstellen in großen Massen ansammeln (Dammar-batu = Felsenharz im Malayischen).

Nicht zu verwechseln mit dem Manila-Kopal ist das Dammar-Harz oder Dammar, das nicht von *Agathis alba* stammt, wie früher meist angegeben wurde, sondern von einer Dipterocarpacee, einer *Shorea*-Art (vgl. Wiesner l. c.).

Die *Araucaria*-Arten liefern Harze oder Gummiharze, doch ist deren Verwendung wohl bisher nirgends von Bedeutung.

### Einteilung der Familie.

A. Samenanlage der Ligularschuppe des Carp. angewachsen . . . . . 1. *Araucaria*.  
B. Samenanlage frei; Ligularschuppe fehlend . . . . . 2. *Agathis*.

1. ***Araucaria*** Jussieu, Gen. Pl. Sec. Ord. Nat. Disp. (1789) 413 (*Dombeya* Lam., Encycl. Méth. II [1786] 301 T. 828 non *Dombeya* Cav. [1786, *Sterculiaceae*]; *Eutassa* Salisbury, in Trans. Linn. Soc. VIII [1807] 316; *Columbea* Salisb. l. c. 317; *Alttingia* Don, in Loud. Hort. Brit. [1830] 408; *Eutacta* Link, in Linnaea XV [1841] 548; *Quadrifaria* Manetti 1862). — Blüten an kurzen Zweigen terminal. ♂ Blüten zapfenförmig, groß; Stam. sehr zahlreich, mit horizontalem Stiel und dicker, oft verlängerter Endschuppe; Sporangien in größerer Zahl, frei, schmal linealisch, parallel zum Stiel. ♀ Zapfen ellipsoidisch bis kugelig, groß, zuletzt zerfallend; Carp. dicht spiraling an starker Achse, dick schuppenförmig, umgekehrt keilförmig oder breit mit häutigen Flügeln, am Ende in eine abgesetzte längere schmale Spitze ausgehend, an der Innenseite mit schmaler Ligularschuppe, die zum größten Teil mit dem Carp. verwachsen und nur an der Spitze frei ist; Samenanlage 1 mit der Ligularschuppe völlig verwachsen, mit der Mikropyle nach der Basis des Carp. gewandt, Samen stark verdickt. — Hohe Bäume, hoch hinauf astfrei, Krone mit spreizenden Ästen, Zweige wirtelartig gedrängt; Blätter breit und lederig mit mehreren parallelen Nerven oder linealisch-pfriemlich, sichelig, kantig, zusammengedrückt. — Name nach der Heimat der typischen Art *A. araucana*\*).

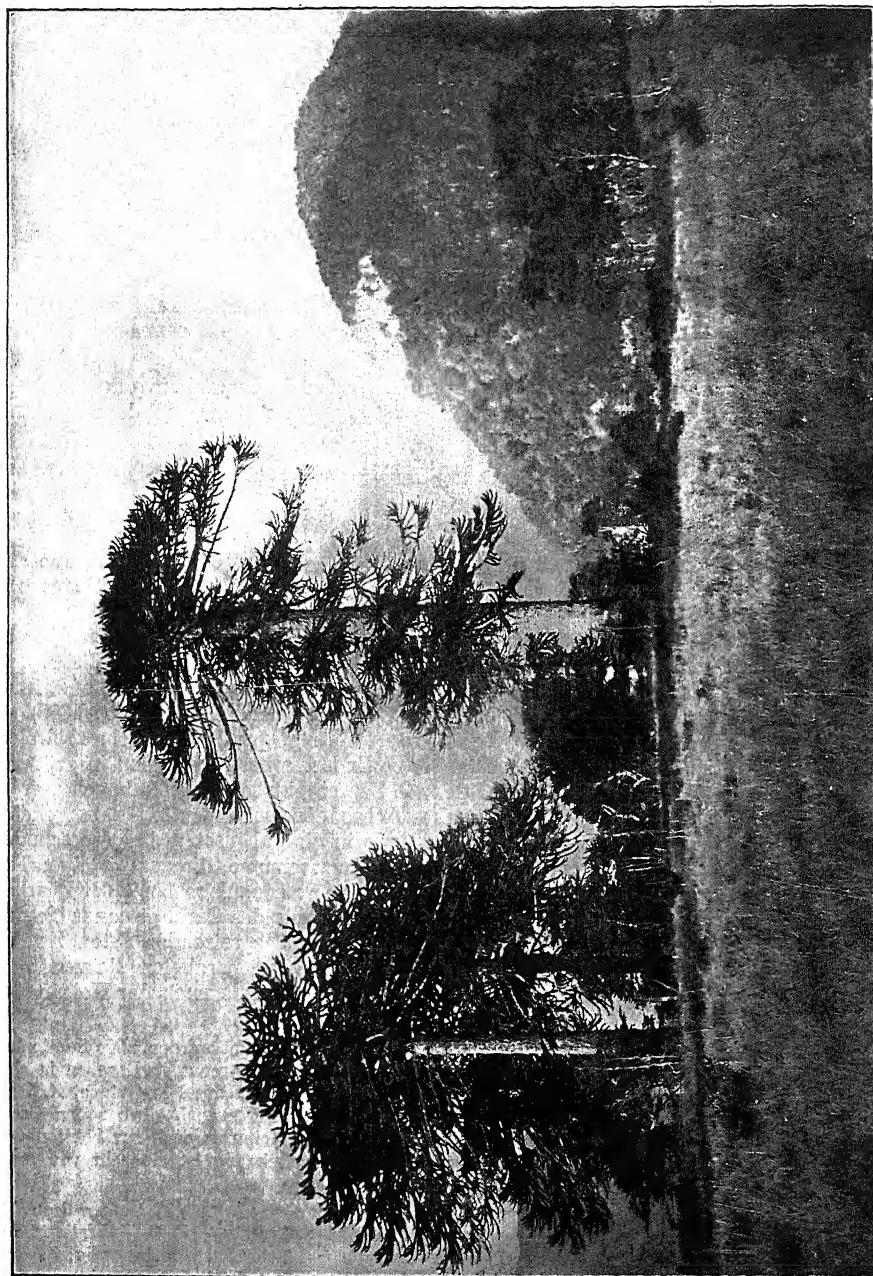
Ca. 12 Arten, die in 2 Sektionen, *Colymbea* und *Eutacta*, angeordnet werden. Die Sektionen, die in ihren typischen Arten (etwa *A. araucana* und *A. excelsa*) gut getrennt sind, gehen in einzelnen Merkmalen bei anderen Arten ineinander über; so sind die Arten aus Neu-Guinea, *A. Hunsteinii*, *A. Schumanniana* und *A. Klinkii*, offenbar mit *A. Bidwillii* verwandt, ihre reifen Carp. sind aber breit dünnhäutig geflügelt; auch *A. Bidwillii*, das seiner Keimung nach zur Sektion *Colymbea* gehört, hat breite, wenn auch derbe Carp. Die Art der Keimung ist ein sehr wichtiges Merkmal, doch ist diese nicht von allen Arten bekannt.

Sektion I. *Colymbea* Endl. Syn. Conif. (1847) 185 (Genus *Columbea* Salisb., von *zolvubáw*, schwimmen, wegen des zum Schiffsbau sehr geeigneten Holzes; typische Art *C. quadrifaria* = *Araucaria araucana*). Keimung unterirdisch, Hypokotyl verdickt; Blätter flach, mehrnervig; Zapfen sehr groß.

*A. araucana* (Molina) K. Koch (*Pinus araucana* Molina 1782; *Dombeya chilensis* Lam. 1786;

\*) Jussieu führt bei der Gattungsbeschreibung keine Art an, die Beschreibung bezieht sich aber auf *A. araucana* (*A. imbricata*).

*Araucaria imbricata* Pavon 1797; *Columbea quadrifaria* Salisb. 1807; *Araucaria Dombeyi* Rich. 1826 (siehe Abb.) in Chile und in Südwest-Argentinien, in dem Chile benachbarten Neuquen, bestandbildend; nach Reiche liegt das eine Areal der Art in der Küstenkordillere um  $38^{\circ}$  herum, das



*Araucaria araucana* (Mol.) Koch. Chile, Provinz Malleco. (Nach Reiche in Engler und Prüde, Veget. der Erde VIII.)

andere in der Kordillere zwischen  $37^{\circ} 20'$  und  $40^{\circ}$  (Chile und Argentinien, [Neuquen, dort bei 1200—1600 m]) bis 60 m hoher xerophiler Baum; Blätter sehr starr und dick, abstehend, lanzettlich, scharf gespitzt, breit ansitzend, 3—5 cm lang; ♂ Blüten bis 8 cm lang, Stam. mit langer, aufgerichteter Endschuppe und bis zu 20 Sporangien; kugeliger Zapfen bis kopfgroß; über das Carp.

vgl. S. 257; die Art wurde von Archibald Menzies, Schiffsarzt der Reise des Kapitäns Vancouver (1791—1795), nach England eingeführt; sie wird in Europa viel kultiviert, in Mitteleuropa ist sie nur in milden Lagen oder an der Küste winterhart (Belgien, Holland, Ost- und Westfriesland, Rheintal, Rügen, in Norwegen, vgl. F. Graf von Schwerin in Mitt. D. Dendr. Ges. 1919). — *A. angustifolia* (Bertoloni) O. Ktze. (*Colymbea angustifolia* Bertol. 1819, *A. brasiliensis* Rich. 1822, *A. brasiliensis* aut., *Pinus dioica* Vell. *Flor. Flum.* 1827), in Brasilien (Fig. 137); das Hauptareal der Art liegt im östlichen Hochlandsgebiet der südlichen Provinzen, wo sie, mit Vorliebe auf etwas sandigem Boden, ausgedehnte lichte Wälder bildet, sie reicht von 29° 30' in Rio Grande do Sul nach São Paulo und in den südlichen Teil von Minas Geraes; bis 50 m hoch, Stamm mit flacher Schirmkrone, Äste 4—8 wirtelartig, nur an der Spitze mit Seitenzweigen, Blätter aufrecht abstehend, oblong-lanzettlich, gespitzt, lederig, oberseits etwas konkav, 1,5 bis über 3 cm lang, unterseits durch den Mittelnerven etwas gekielt, die Seitennerven nicht hervortretend, Zapfen kugelig, bis 25 cm im Durchmesser; Pinheiro der Brasilianer, der Tupi-Name ist Curi; nach einem im Garten von Pisa kultivierten Exemplar hat Parlatore eine Form *A. brasiliensis* β. *Saviana* beschrieben, die angeblich von Cobija in Bolivien stammen soll, was ganz zweifelhaft ist. — *A. Bidwillii* Hook., in den Küstendistrikten von Queensland, der Bunya-Bunya-Baum, 1843 durch Bidwill nach England gebracht; ein hoher Baum, 10—15 Zweige quirlig gestellt, Blätter ähnlich denen von *A. angustifolia*, ungekielt; ♂ Blüten bis 20 cm lang und bis 1,5 cm breit, weiblicher Zapfen bis 28 cm im Durchmesser (Carp. vgl. S. 255). In Neu-Guinea *A. Hunsteinii* K. Schum., *A. Schumanniana* Warb. und *A. Klinkii* Lauterb. (Carp. vgl. S. 256). Die 3 Arten sind hohe Bäume mit lanzettlichen, bis 10 cm langen Blättern.

**Sektion II. *Eutacta* Endl. Syn. (1847) 185 (Genus *Eutassa* Salisb., von *eu* und *taooow*, wegen des regelmäßigen Aufbaues der Arten; typische Art *E. heterophylla* = *Araucaria excelsa*). — Keimung oberirdisch, Hypokotyl dünn, Kotyledonen 2—4 schmal, ausgebreitet; Blätter der erwachsenen Pflanze ± nadelartig; Zapfen relativ kleiner, Carp. mit dünnhäutigen Flügeln. — *A. Cunninghamii* Sweet, in Neu-Südwales und Queensland; Moreton Bay-Pine; hoher Baum, Blätter klein, dimorph (vgl. S. 251); ♂ Blüten 5—8 cm lang; Zapfen eiförmig, 12 cm lang und 9 cm im Querdurchmesser; von Neu-Guinea beschreibt Lauterbach eine var. *papuana*. — *A. excelsa* (Lamb.) R. Br., auf der Norfolk-Insel, durch Kapitän Cook entdeckt, Norfolk-Tanne; mächtiger Baum, Blätter entweder spreizend und sichelförmig gebogen, schmal, breit ansitzend und kurz herablaufend, seitlich zusammengedrückt, 10—15 mm lang oder kürzer und etwas breiter, dachig deckend; ♂ Blüten oblong, 4 cm lang; die Art wird in kleinen Exemplaren als Zimmerpflanze viel kultiviert. — Ferner 5 Arten (einige weitere zweifelhaft) auf Neu-Kaledonien: *A. columnaris* (Forst.) Hook. (*Cupressus columnaris* Forster 1786, *Araucaria Cookii* R. Br. 1841), 1774 von Kapitän Cook entdeckt, Pin colonnaire; Blätter denen von *A. excelsa* ähnlich. — *A. Rulei* F. Müll., Zweige sehr dick, von den starren, sichelförmigen, aufwärts gerichteten, bis 2 cm langen und bis 1 cm breiten Blättern dicht bedeckt; verwandt *A. Muelleri* Brongn. et Gris, ferner *A. Balansai* Brongn. et Gris, mit kurzen, starren, breiten, gekrümmten Blättern, und *A. montana* Brongn. et Gris.**

**Fossile Arten** (R. Kräuse). Meist als *Araucarites* beschrieben, finden sie sich wahrscheinlich schon im Perm (*A. Delafondii* Zeiller, einsame Zapfenschuppen, Laub vielleicht *Ullmannia* ähnlich), sicher aber im Jura und Wealden Englands (Zapfen und Samen von *A. Brodiaei* Carruthers, *A. sphaerocarpus* Carruthers u. a.), Chinas (*A. chinensis* Schenk), Frankreichs (*A. mircrophyllus* Saporta u. a.). Ebenso ist die Gattung für die Juraperiode in Ostindien nachgewiesen. In der Kreide und sogar noch im Eozän war *Araucaria* auf der nördlichen Halbkugel verbreitet, wie *A. hespera* Wieland (Dakota), *A. Nordenskiöldi* Heer vom Kap Stretschin, Reste einer *A.* im Eozän von Bournemouth in England, *A. Roginei* Sap. im Eozän von Angers u. a. beweisen. Auf der Südhalbkugel war *Araucaria* früher weiter nach Süden verbreitet als heute. Für Südamerika wird die Gattung von Halle und Dusén angegeben (*A. Nathorstii* in Oligozän von Punta Arenas). *Araucaria imponens* Dusén findet sich im Tertiär der Seymourinsel, Zweige der *A. Johnstonei* F. v. Müller im Travertin bei Hobarttown in Tasmanien. Die sterilen, zu *A.* gezogenen Blattreste sind nicht immer beweisend und können, namentlich wenn sie nur in Form von Abdrücken vorliegen, kaum sicher bestimmt werden. Die Blätter von *A. crassifolia* Corda, von Kräuse für den Aachener Sand nachgewiesen, stimmen auch im epidermalen Bau mit lebenden *A.*-Arten überein. Ähnliche Blätter finden sich auch sonst in der Kreide Europas und Amerikas (Kräuse, Meded. Rijks. Geol. Dienst. Haarlem I A [1922] 7). Auch unter den zu *Pagiophyllum* Heer und *Elatides* Heer gestellten Resten (meist Jura und Kreide) dürften manche Araucarien sein. An diese erinnert in manchen Zügen auch *Elatocladus elegans* (Corda) Seward, eine der häufigsten Kreide-Coniferen (Kräuse, a. a. O. 10).

Die zahlreichen, als *Araucarites* bzw. *Araucarioxylon* Kraus (*Dadoxylon* Endl.) beschriebenen Hölzer mit araucarioidem Holzbau gehören, soweit es sich um paläozoische und mesozoische Fossilien handelt, meist nicht zu Araucariaceen, vielfach überhaupt nicht zu Coniferen; bei einigen jüngeren (meist tertiären) der Südhalbkugel ist es dagegen wahrscheinlich. Ob schließlich eine Anzahl paläozoischer, in Habitus sehr an *A.* erinnernde Coniferen (z. B. *Walchia*, *Volzia* u. a.) Araucarieen sind, ist noch nicht sicher. Das gilt ebenso von

**Pseudoaraucaria** Fliche, in Bull. Soc. Sci. Nancy (1896) 70, mehrere Arten von äußerlich A. bzw. *Cedrus* ähnlichen Zapfen aus der Unteren Kreide der Argonnen umfassend, deren Schuppen zwei Samen tragen. Fliche hält sie für Übergangsformen, die zwischen Araucarieen und Abietineen stehen. Auch für *Doliostrobus* Marion, aus französischem Alttertiär, ist araucarioide Verwandtschaft angenommen worden.

2. **Agathis** Salisbury, in Trans. Linn. Soc. VIII (1807) 311 T. 15 (*Dammara* [Rumph. Herb. amb. II (1741) 174 T. 57] Lam. Encycl. II (1786–88) 259\*). — Blüten diözisch oder monözisch. ♂ Blüten axillär oder supraaxillär, zylindrisch oder oval, bis 6 cm lang, mit einigen Schuppenblättern am Grunde; Stam. dicht spiralig, mit kurzem horizontalem Stiel und breiter, aufwärts gebogener Endschuppe, Sporangien frei, 5–15. ♀ Zapfen fast kugelig oder breiter als hoch, von den Endteilen der dicht spiralig gestellten Carp. gefeldert, an Schuppenblätter tragenden kurzen Zweigen terminal; Carp. lederig-holzig, breit dreieckig, mit schmälerer Basis der dicken Zapfenachse angeheftet; eine Samenanlage, mit der Mikropyle nach der Basis des Carp. gewandt, vom Carp. frei, Same einseitig geflügelt. — Hohe harzreiche Bäume, Zweige mit kugeligen Endknospen; Blätter groß, lanzettlich bis elliptisch oder eiförmig, kurz gestielt, lederig, an den Seitenzweigen ± in einer Ebene gestellt und oft fast gegenständig, die zahlreichen parallelen Nerven treten schwach hervor. — Name von ἀγάθης = Fadenknäuel, wegen der Zapfenform; typische Art *A. alba* (Lam.) Foxworthy (*A. loranthifolia* Salisb.).

Von *Agathis* sind etwa 20 Arten beschrieben worden, doch sind sie teilweise unsicher und ihre Zahl ist wohl zu reduzieren. *Agathis alba* (Lam.) Foxworthy (*Dammara alba* Lam. 1786, *Agathis loranthifolia* Salisb. 1807, *A. Dammara* [Lamb.] Rich. 1826), nach Foxworthy verbreitet in Cochinchina, den malaiischen Halbinsel, auf Sumatra, Java, Celebes, Borneo, den Philippinen und Molukken; Baum bis 50–60 m hoch; Blätter lederig, in der Form variabel, an älteren Zweigen kürzer als an jüngeren, 3–12 cm lang, lanzettlich, oblong oder elliptisch, mit feinen parallelen Nerven; ♂ Blüten 4–6 cm lang; ♀ Blüten im ersten Jahr 4–5 cm lang, Zapfen im zweiten Jahre von einem Durchmesser bis 10–11 cm, über Carp. vgl. S. 258; über das Harz der Art vgl. S. 262 (Foxworthy vereinigt mit der Art: *A. macrostachys* Warb. von Java, *A. Beccarii* Warb. von Borneo, *A. philippinensis* Warb. von den Philippinen, *A. celebica* (Koorders) Warb. von Celebes, doch ist die spezifische Übereinstimmung aller dieser Arten zweifelhaft). — *A. australis* (Lamb.) Steud. (*Dammara australis* Lamb.), auf Neu-Seeland, Kauri-Fichte, bestandbildend; bis 50 m hoch, mit säulenförmigem Stamm; Blätter relativ schmal, an jungen Trieben bis über 7 cm lang und 1 cm breit, an älteren 4–5 cm lang, 1 cm, manchmal auch darüber, breit; ♂ Blüten 3–6 cm lang, Stam. 5–6 mm lang, mit 10–12 Sporangien; Zapfen kugelig, 6 cm Durchmesser; über Carp. vgl. S. 258 über den Kauri-Kopal S. 262. — In Queensland *A. robusta* (Moore) F. Müll., Australian Kauri, Queensland Kauri oder Dundathu-Pine; hoher Baum, Blätter dick, eiförmig-lanzettlich, 12–18 cm lang, 3 cm breit, Zapfen eiförmig-kugelig, bis 15 cm im Durchmesser; ferner *A. microstachya* Bailey et White, Black Kauri Pine, ♂ Blüten klein, fast kugelig, nur 5–10 mm lang; ferner *A. Palmerstonii* F. Müll., Blätter kleiner als bei *A. robusta*, immer stumpf, Zapfen kleiner. — Auf Neu-Kaledonien *A. lanceolata* Pancher, ein hochstämmliger Baum, Blätter groß, eiförmig-lanzettlich, spitz, nicht glauk, Zapfen breit elliptisch; ferner *A. Moorei* (Lindl.) Warb., Blätter schmal elliptisch, Zapfen kleiner als bei voriger; ferner *A. ovata* (Moore) Warb., Blätter dick lederig, unterseits glauk, oblong-elliptisch, stumpf, 5–6 cm lang, 1,5–3 cm breit, über Carpell vgl. S. 258. — Auf den Fidschi-Inseln *A. vitiensis* (Seem.) Warb., zerstreut in den Wäldern, Blätter bis 15 cm lang und 4,5 cm breit. — Auf den Neuen Hebriden *A. obtusa* (Lindl.) Warb.

**Fossile Arten** (R. Kräuse). *Agathis* ähnliche Zapfenschuppen sind mehrfach beschrieben worden. Am wahrscheinlichsten gehört hierher *Dammara Armaschewskii* Schmalhausen aus dem Eozän von Wolhynien mit einsamigen Schuppen. Auch *D. Tollii* von Neusibirien dürfte diesen Namen zu Recht tragen. Ähnliche Schuppen sind aus (meist kretazischen) Schichten Nordamerikas, Europas und Grönlands bekannt, z. B. *Dammarites borealis* Heer u. a., ebenso *Protodammara speciosa* Hollick et Jeffrey (auch anatomisch untersucht), aus der Kreide von Staten Island und New Jersey, wozu die Autoren allerdings Zweige vom *Brachiphyllum*-typus stellen möchten. Auch *Conites Juddi* Seward et Bancroft, ein Zapfen aus dem Jura von Schottland, steht wie ähnliche Zapfen aus der Kreide wahrscheinlich *Agathis* nahe. Dagegen ist die Stellung von *D. albens* aus dem Quadersandstein Böhmens zweifelhaft, insbesondere wenn Velenovský zu Recht den eigentümlichen Blatttypus von *Kramera* Velen. damit in Verbindung bringt. Als *Dammarophyllum bohemicum* beschreibt dieser Blätter, die ebenso wie *D. caudatus* Lesq. u. ähnliche äußerlich an *Agathis* erinnern, aber keineswegs sichergestellt sind. (Eine ausführliche Kritik der fossilen Araucarien bei Seward u. Ford, Phil. Trans. R. Soc. B. 198 [1906], 305.)

\*) Älterer Name, doch ist nach dem Index in Verh. Bot. Kongr. Wien 1905 (1906) 234 (VIII. Intern. Regeln Bot. Nomencl. 72) *Agathis* ein Nomen conservandum.

# Cephalotaxaceae

von

**R. Pilger.**

Mit 2 Figuren

Cephalotaxaceae F. W. Neger, Die Nadelhölzer in Sammlung Göschen no 355 (1907) 23 u. 30; Pilger, in Engl. Bot. Jahrb. LIV (1916) 33.

**Wichtigste Literatur:** Vgl. Literaturangaben beim allgemeinen Abschnitt über *Coniferae*. — R. Pilger, *Taxaceae* in Engler, Pflanzenreich IV. 5 (1903) 99—103; Kritische Übersicht über die neuere Literatur betreffend die Familie der *Taxaceae*, in Engler Botan. Jahrb. LIV (1916) 1—43; Mitt. D. Dendr. Ges. 25 (1916) 19—23. — Ph. van Tieghem, Structure et affinités des *Cephalotaxus*, in Bull. Soc. Bot. France XXXVIII (1891) 184—190. — W. C. Worsdell, The vascular structure of the ovule of *Cephalotaxus*, in Ann. of Bot. XIV (1900) 317—318; The morphology of the »flowers« of *Cephalotaxus*, l. e. XV (1901) 637—652, T. 35. — K. v. Spiess, *Ginkgo*, *Cephalotaxus* und die Taxaceen, in Öst. Bot. Ztschr. LII (1902) 432, 469, LIII (1903) 1. — W. Arnoldi, Embryogenie von *Cephalotaxus Fortunei*, in Flora LXXXVII (1900) 46—63. — A. A. Lawson, The gametophytes, fertilization and embryo of *Cephalotaxus drupacea*, in Ann. of Bot. XXI (1907) 1—23, T. 1—4. — W. C. Coker, Fertilization and embryogeny in *Cephalotaxus Fortunei*, in Bot. Gaz. XLIII (1907) 1—10, T. 1. — Ascherson und Graebner, Syn. Mitteleur. Fl. 2. Aufl. I (1912) 269. —

**Merkmale.** ♂ Blüten in kurzgestielten rundlichen Blütenständen in den Blattachseln oder in kurzen Ähren, die an Stelle eines Zweiges stehen (*Amentotaxus*); Stam. bis ca. 12, mit kurzem Filament und meist mit 3 Sporangien. ♀ Blüten in den Achseln von Schuppen am Grunde von später auswachsenden Zweigen, kurz gestielt, mit mehreren gekreuzten Paaren von Carp., diese mit 2 Samenanlagen; Samen nur 1—2 in der Blüte entwickelt, groß, Schale mit fleischiger Außenschicht und dünner holziger Innenschicht; Embryo groß, mit 2 Kotyledonen. — Sträucher oder Bäume mit dicht zweiseitig beblätterten Zweigen, Blätter schmal linealisch.

**Vegetationsorgane und Blütenverhältnisse** vgl. bei den beiden Gattungen.

**Anatomie der Vegetationsorgane.** Die Spaltöffnungen des Blattes sind auf die Unterseite beschränkt, und zwar auf die weißlichen Streifen neben dem Mittelnerven. Oberseits liegt ein gut entwickeltes Palissadenparenchym. Ein Hypoderm fehlt, dagegen sind öfters stark bastähnlich verdickte Zellen vorhanden, die, im Querschnitt kreisrund, an die Epidermis angrenzen und in Abständen von einigen Epidermiszellen einzeln oder zu 2—3 vorhanden sind; ebenso liegen sie einzeln zerstreut im Parenchym. Sie zeigen nur ein punktförmiges Lumen und ziehen sich langgestreckt, fast gerade in der Längsrichtung des Blattes durch das Parenchym. Ein einzelner Harzgang liegt vom Gefäßbündel getrennt im Parenchym unterhalb des Phloems.

Eine besondere Eigentümlichkeit der Stammesanatomie besteht darin, daß das Mark von einem Harzgang durchzogen wird, der ohne Unterbrechung durch das ganze Mark verläuft und nicht im Zusammenhang mit den Blättern steht; der Harzgang erstreckt sich bis in die Endknospe. Die Tracheiden des Holzes haben spirale Verdickungsleisten. In der Rinde finden sich zwei gegenüberstehende Harzkanäle, die die Verlängerung des Blattkanals darstellen; sie sind nur sehr kurz, da von den darüberstehenden Blättern die Harzgänge nicht so tief herabsteigen. Im Holz sind harzähnlichen Inhalt führende Parenchymzellen zerstreut, Harzkanäle sind dort nicht vorhanden.

**Bestäubung, Befruchtung, Keimung.** Zum Auffangen der Pollenkörner tritt ebenso wie bei *Taxus* ein großer Bestäubungstropfen aus der Mikropyle der Samenanlage hervor (vgl. bei *Taxaceae*). Im Pollenkorn findet bei *Cephalotaxus* die erste Teilung kurz vor dem Ausstäuben im Frühjahr statt. Im Gegensatz zu den Podocarpaceen werden keine Prothalliumzellen gebildet. Die Pollenkörner kommen auf die Spitze des Nucellus am Grunde der Mikropyle und bleiben dort; sie vergrößern sich zwar, doch findet keine weitere Entwicklung bis zum nächsten Frühjahr statt. Dann erst wächst der Pollenschlauch heran, der nahe der Spitze Körperzelle, Stielkern und Schlauchkern enthält. Durch die Teilung des Kernes der Körperzelle werden zwei einander gleiche ♂ Kerne gebildet, die in der alten Membran liegen und beide in dasselbe Archegonium gehen, oder

zwei etwas ungleiche ♂ Zellen. Bestäubung und Befruchtung sind also bei *Cephalotaxus* durch die Frist eines Jahres getrennt.

Die Megaspore hat nach Lawson in jungen Stadien keine Membran, in späteren Stadien nur eine dünne. Die Archegonien beginnen ihre Entwicklung erst ein Jahr nach Erscheinen der Megasporangien. Das Archegonium besitzt meist 2 Halszellen, doch wechselt die Zahl auch von 3—5. Ein Bauchkanalkern ist vorhanden, verschwindet aber gewöhnlich vor der Befruchtung. Das Prothallium wächst seitlich über die Archegonien hinaus, so daß über jedem Archegonium eine Art Archegonienkammer entsteht.

Die beiden ♂ Kerne dringen in das Archegonium ein, häufig von Stiel- und Schlauchkern begleitet. Die Befruchtung und die erste Teilung findet in der Mitte des Archegoniums statt. Später wird dann der basale Teil des Archegoniums von den freien Kernen eingenommen. Beim Stadium von 16 Kernen beginnt die Wandbildung. Die Etagenbildung ist nicht sehr ausgeprägt. Schließlich können 4 Etagen unterschieden werden; die unterste, mit großer Endzelle, dient dem Vordringen des Embryos und desorganisiert bald, die folgende ist der eigentliche Embryo, dann folgen die Suspensorzellen und schließlich die Rosette. Im eigentlichen Embryo finden schnell Teilungen statt; es können 16—32 Zellen gebildet werden, ehe sich die Suspensorzellen merklich verlängern. Dann erfolgt rasche Verlängerung der Suspensorzellen, die den Embryo ins Nährgewebe vortriebt; schließlich desorganisieren sie, an ihrer Stelle verlängern sich die Zellen der oberen Lagen des Embryos und bilden sekundäre Suspensoren aus, die den Embryo immer weiter vorrücken lassen.

Der große Same ist birnförmig, nach unten zu verschmälert. Die dicke Samenschale wird zum größten Teil von der fleischigen Schicht gebildet, die am oberen Ende eine Abflachung zeigt, in deren Mitte das Mikropylenende kenntlich ist. Die Sklerotesta ist ungefähr 1 mm dick und läuft nach oben spitz zu, die Mikropyle umgebend. An sie schließt sich nach innen eine dünne Endotesta, die am oberen Ende von der Sklerotesta frei ist und in ein kleines zylindrisches Mikropylar-Ende ausläuft.

Nach Hicke hat die Keimpflanze von *Cephalotaxus* ein dickes Hypokotyl und breite große Keimblätter (50—55 mm : 20 mm); diese bleiben mit ihrer oberen Hälfte lange im Samen haften; Seitenwurzeln und ein Trieb mit primären Blättern sind schon entwickelt, wenn die Keimblätter noch oben im Samen eingeschlossen sind; sie vertrocknen relativ schnell. Nur selten werden die Keimblätter ausgebreitet. Die ersten Blätter sind gegenständig und sehr kurz, erst allmählich werden die Folgeblätter länger. Diese sind zunächst nach allen Seiten gerichtet, wie dies dauernd bei der var. *fastigiata* von *C. drupacea* der Fall ist; es dauert mindestens 2—3 Jahre, ehe die ersten Zweige mit gescheiterten Blättern erscheinen.

#### Einteilung der Familie.

A. ♂ Blütenstände in den Achseln von Laubblättern, kurz, kugelig      1. *Cephalotaxus*.  
B. ♂ Blütenstände ährenförmig, an Stelle von Zweigen stehend . . .      2. *Amentotaxus*.

1. ***Cephalotaxus*** Sieb. et Zucc. ex Endl. Gen. Suppl. II (1842) 27; Fam. Nat. Fl. Jap. II 108 et Fl. japon. II (ed. Miquel 1870) 65. —

**Wichtigste spezielle Literatur:** Parlatore in DC. Prodr. XVI. 2 (1868) 502. — Benth. in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. III (1880) 430. — Eichler in E. P. 1. Aufl. II. 1 (1889) 109. — Veitch's Man. Conif. 2. Aufl. (1900) 111. — Pilger l. c. 99 Fig. 19—20. — Beissner, Handb. Nadelholz. 2. Aufl. (1909) 62. — Bot. Mag. t. 8285 (1909). — A. Rehder and E. H. Wilson, Pl. Wilson, Publ. Arnold Arbor. no 4 (1914) 3—6. —

Blüten zweihäusig oder ausnahmsweise einhäusig. ♂ Blüten in ungefähr kugeligen, kurz gestielten Gruppen zu 6—11 in den Blattachseln zahlreich an jungen Zweigen; Blütenstände in der Jugend von Schuppen eingehüllt, aus denen sie dann zur Blütezeit hervorbrechen; die oberen breiteren Schuppen bilden Deckblätter für die Einzelblüten; Blüte mit 7—12 Antheren mit kurzen Filamenten, Sporangien gewöhnlich 3 voneinander ± frei, mit Längsriß aufspringend (Fig. 144). ♀ Blüten meist zu 1—3 in der Achsel kleiner Schuppenblätter am Grunde ganz kurzer Zweige, die später austreiben, dickgestielt, mit köpfchenartig verdicktem Ende, das von einigen Paaren kreuzgegenständiger Carp. gebildet wird; diese tragen eingesenkt am Grunde je zwei kleine, flaschenförmige, aufrechte Samenanlagen mit einem Integument; zwischen den beiden Samen-

anlagen ist die Achse in einen fleischigen Wulst vorgewölbt und hier mit dem Fruchtblatt verwachsen; über die obersten Fruchtblätter hinaus setzt sich die Achse als fleischige Masse mit unregelmäßig gewundenen Einschnitten fort; von allen Samenanlagen der Blüte entwickeln sich nur 1—2 zu großen, 2—3 cm langen Samen, deren Schale außen dickfleischig, harzig ist und innen von einer dünnen, harten, holzigen Schicht gebildet

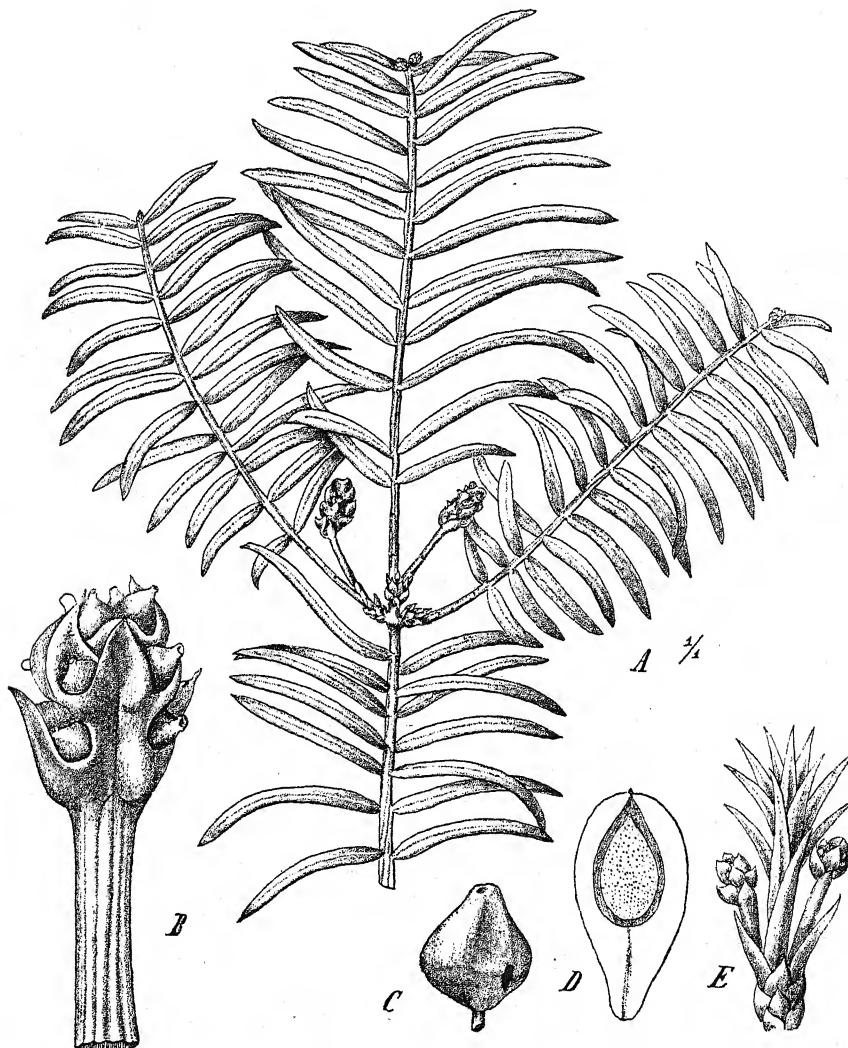


Fig. 143. *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. A Zweig mit zwei Früchten, die Samen abgefallen. B ♀ Blüte, vergrößert. C Samenanlage, vergrößert. D Same im Längsschnitt. E Junger Zweig mit zwei Blüten. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 101.)

wird; der große, im Nährgewebe gelegene Embryo hat zwei dicke Keimblätter (Fig. 143). Name von *κεφαλή* = Kopf und *τάξος* = Eibe (Kopf-Eibe nach der Form der ♂ Blütenstände).

5 Arten, deren Verbreitung sich vom tropischen Himalaya durch das südliche und mittlere China nach dem südlichen und mittleren Japan erstreckt.

A. Blätter nach dem Grunde zu verschmäler. Aa. Blätter kurz gespitzt, spitz. C. *drupacea* Sieb. et Zucc., in Zentral-China (Hupeh, Szechuan und Schensi, dort die Varietät var. *sinensis*

Rehder et Wilson) und in Japan (auf Hondo bis 700 m in Zonen mit reichlichem Regenfall, auf Shikoku bis 1400 m, Kiushiu bis 1800 m, Formosa 1800—2600 m), jap. Inu-gaya; in Ostasien und Europa viel kultiviert, in Deutschland winterhart; in der Kultur (wegen der Vermehrung durch Stecklinge) dichtbuschig, in der Heimat baumförmig bis 10—15 m hoch, Äste zu 3—4 fast wirtelig gestellt, Seitenzweige oft fast gegenständig, Blätter lederig, ausgebreitet, linealisch (hierher wohl auch *C. Wilsoniana* Hayata von Formosa). Eine charakteristische Kulturform ist die f. *fastigiata* mit aufwärts gerichteten Ästen und Zweigen, die ringsum beblättert sind; zu erwähnen ist ferner noch die var. *Harringtonia* (Forb.) Pilger (*C. pedunculata* Sieb. et Zucc.), eine schwach unterschiedene Varietät mit lebhafter gefärbten, oberseits mehr glänzenden Blättern (soll nach Siebold und Zuccarini wild und kultiviert in Japan vorkommen; die Unterschiede von *C. drupacea*

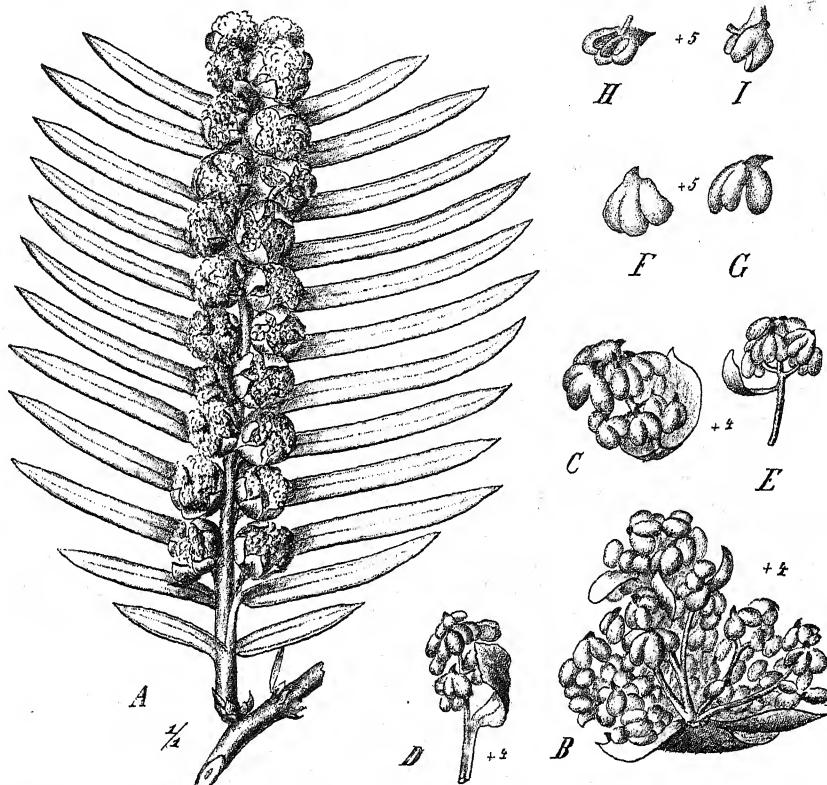


Fig. 144. *Cephalotaxus drupacea*. A Zweig mit ♂ Blütengruppen. B Blütengruppe. C Blüte aus dem Grunde der Gruppe. D Blüte vom oberen Teil der Gruppe; Deckblatt mit dem Stiel vereint. E Endblüte. F—I Staubblätter. (Nach Pilger, in Engler, Pflanzenreich IV. 5. p. 102.)

*pacea*, die die Autoren für ihre *C. pedunculata* nach den ♂ Blütenständen angeben, sind nicht stichhaltig). **A.** Blätter nach der Spitze zu langsam verschmäler. **C.** *Fortunei* Hook., in Zentral- und Südchina, Burmah, Siam in Gebirgen, gleichfalls viel kultiviert, in der Heimat kleiner Baum, Blätter unterseits mit weißen Streifen, bis 8 cm lang, junge noch darüber. — **C. Mannii** Hook. f. in Ostindien (Khasia-Berge); Blätter unterseits grün, ♀ Blüten an ganz kurzen Zweiglein in den Blattachsen.

**B.** Blätter am Grunde abgestutzt. **C.** *Oliveri* Mast. in Zentral-China, mit starren, dicken Blättern. — **C. Griffithii** Hook. f. in Ostindien (Ober-Assam).

**2. Amentotaxus** Pilger in Engl. Jahrb. LIV (1916) 41. — ♂ Blüten sitzend, in Ähren gestellt, diese herabhängend, am Grunde von Knospenschuppen umgeben; Blüten einzeln an der Spindel oder zu 2—3 genähert, in der Achsel sehr kleiner Brakteen; Stam. an der sehr kurzen Blütenachse büschelförmig angeordnet, mit 2—5 (meist 3) eiförmigen Sporangien. ♀ Blüte wenig bekannt, in der Achsel einer Braktee am Grunde eines beblätterten Zweiges sitzend, kurz dicklich gestielt, Samenanlagen? — Holzgewächs mit

gegenständigen Zweigen, Blätter dekussiert. Name von amentum = Kätzchen (die ♂ Blüten in kätzchenförmigen Ähren).

1 Art, *A. argotaenia* (Hance) Pilger in West-China.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): Hierher sind von Engelhardt und Kinkelin Früchte aus dem Pliozän von Frankfurt a. M. gestellt worden, die aber zum Teil wohl zu *Torreya* gehören. Das gilt auch von *Cephalotaxospermum carolinianum* (*Cephalotaxopsis* Fontaine) aus nordamerikanischer Kreide. *Cephalotaxites Olriki* (Heer) Menzel, im Miozän Spitzbergens, Europas u. a. nicht seltene Zweige, stehen der lebenden Gattung sehr nahe, doch ist noch zu prüfen, ob dies von allen hierher gestellten Resten gilt (vgl. Seward, Fossil Plants 4 [1919] 418).

## Pinaceae

von

**R. Pilger.**

Mit 34 Figuren

Pinaceae Lindl. Nat. Syst. Bot. Sec. Ed. (1836) 313 pr. p.

**Wichtigste Literatur:** Vgl. bei der allgemeinen Einleitung zu den Coniferen. Link, *Abietineae* in Abh. Akad. Berlin 1827 (1830) 157. — Spach, *Abietineae-Abietaceae*, Hist. Vég. Phanér. XI (1842) 369. — Endlicher, *Coniferae Ordo II Abietineae* § 1 *Abietineae verae*, Syn. Conif. (1847) 78. — Bentham, *Coniferae Tribus VI Abietineae*, in Benth. et Hook. f., Gen. Plant. III (1880) 423. — Eichler, *Coniferae-Pinoideae-Abietineae*, in E. P. I. Auf. II. 1 (1887) 65 et 69. — Engler, *Araucariaceae* § *Abietineae*, Syllab. Gr. Ausg. (1892) 62; *Pinaceae* § *Abietineae* Syll. 2. Aufl. (1898) 68. Ascherson u. Graebner, *Pinaceae-Abietoideae-Abietaceae*, Syn. Mitteleur. Fl. I (1897) 187. — Neger, *Abietaceae*, Die Nadelhölzer in Sammlung Göschens no 355 (1907) 24 et 38. —

**Merkmale.** Blüten nackt, meist monözisch. ♂ Blüten am Grunde meist mit Schuppenhülle; Stam. zahlreich, Sporangien zwei, der Antherenschuppe unterseits völlig angewachsen, Pollenkörner allermeist mit Flugblasen. ♀ Blütenzapfen mit vielen spiraling gedrängten, schuppenblattförmigen Carp. (= Deckschuppen), Deckschuppe auf der Oberseite die nur an der Basis ihr angewachsene, sonst völlig freie, flache Fruchtschuppe tragend, letztere auf ihrer Oberseite (Innenseite) mit zwei umgewendeten, die Mikropyle nach der Basis der Fruchtschuppe richtenden Samenanlagen mit einem Integument. Fruchtzapfen holzig, bis zur Reife geschlossen, wesentlich aus den stark vergrößerten Fruchtschuppen gebildet, Deckschuppen ganz verkümmert oder auch vergrößert, aber schmäler und dünner als die Fruchtschuppen; Samen allermeist einseitig geflügelt; Embryo mit mehreren Kotyledonen. — Bäume (sehr selten kriechende Sträucher) mit nadelförmigen, spiraling gestellten Blättern; entweder nur Langzweige oder Langzweige und Kurzzweige ausgebildet, erstere mit häutigen Schuppenblättern (*Pinus*) oder mit Nadelblättern.

### Vegetationsorgane.

**Wichtigste Literatur** (neben der allgemeinen Literatur): A. H. Burtt, Über den Habitus der Coniferen. Diss. Tübingen (1899) 86 S. — A. Wiegand, Der Baum (1854). —

1. **Stamm und Sproßbildung.** Allermeist sind die Arten der Pinaceen Bäume von mittlerem bis hohem Wuchs, nur selten finden sich strauchige Formen (*Pinus pumila*, *P. montana*). Die größten Höhenmaße erreichen *Abies*-Arten: *A. alba*, die Edeltanne, bis über 50 m, desgl. *A. venusta*; *A. nobilis* und *A. concolor* bis 80 m; *A. grandis* bis gegen 100 m\*). Gewöhnlich wird ein kräftiger Hauptstamm ausgebildet, von dem die primären Seitenachsen in pyramidal sich verjüngenden Etagen abgehen; jeder Scheinquirl entspricht in der Regel einem Jahrestrieb. Dabei ist die Verzweigung verhältnismäßig den Laubhölzern gegenüber gering; nur wenige Ordnungen von Nebenachsen kommen zur Entwicklung. Die Seitenachsen haben oft die Tendenz zu bilateraler Gestaltung, indem ihre Blätter sich in eine Ebene gescheiteilt einstellen und die Zweige ± in diese Ebene fallen. Geht der Gipfel des Hauptsprosses aus irgendeiner Ursache (Verletzung,

\*) Erwähnung verdiensten hier die Zwergformen, die in Japan von Pinaceen und besonders auch von Cupressaceen (*Chamaecyparis*) seit alter Zeit mit unendlicher Geduld gezogen werden und die hochgeschätzt sind. Diese Miniaturbäume, die von Schirm- oder Kugelform sind und knorrig verästelt sind, erreichen auch in hohem Alter nur eine Höhe bis 1 m. Gewonnen werden die Formen durch Kultur in kleinen Gefäßen bei möglichst geringer Nahrungszufuhr.

Frost) zugrunde, so kann einer der Quirläste sich aufrichten und den Mitteltrieb fortsetzen.

So ist bei den Gattungen, deren Arten während der ganzen Lebensdauer grundsätzlich von monokormischer Gestaltung sind (*Abies*, *Picea*, *Pseudotsuga*), die Hauptachse monopodial, aus einer Reihe von Jahrestrieben zusammengesetzt, die aus einer Endknospe hervorgehen und im ersten Jahr stets unverzweigt bleiben. Die Grenze zwischen zwei aufeinanderfolgenden Jahrestrieben wird durch die Narben der abgefallenen Knospenschuppen bestimmt. Dicht unter der Endknospe, die im nächsten Jahr den Mitteltrieb fortsetzen soll, werden in den Achseln der obersten Blätter quirlig gedrängt eine Anzahl von Knospen erzeugt, aus denen die Seitenachsen erster Ordnung hervorgehen, die die Stockwerke des Baumes zur Ausbildung bringen. Daneben entwickeln sich auch in unregelmäßiger Verteilung Seitenzweige aus Knospen in der Achsel unterer Blätter des Jahrestriebes, die kürzer und schwächer bleiben und den Raum zwischen den Quirlen ausfüllen. Die Seitenachsen verlängern sich in gleicher Weise monopodial durch Jahrestriebe aus den Endknospen und verzweigen sich weiter meist durch flankenständige Seitentriebe; im allgemeinen lässt die Triebfähigkeit gesetzmäßig mit der Entfernung von der Spitze der Hauptachse nach. Im Alter kann der regelmäßige Aufbau gestört werden; so richten sich später bei der Tanne mehrere Äste im Gipfel auf; bei der Fichte herrscht eine große Formenmannigfaltigkeit, die durch Verstümmlung (Verbeißen) oder klimatische Einflüsse bedingt ist; es können mehrgipflige, reich verzweigte strauchige usw. Formen entstehen.

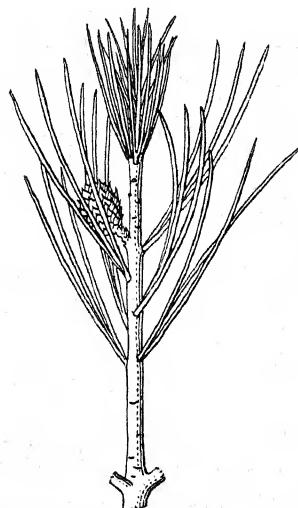


Fig. 145. *Pinus Bungeana*. Jahreszuwachs mit nachträglichem Sommerwachstum. (Nach Shaw, in Bot. Gaz. XLIII.)

Bei *Pinus* und *Cedrus* geht normal am erwachsenen Baum der monokormische Wuchs verloren. In der Jugend zeigt der *Pinus*-Stamm dieselbe regelmäßige Architektur wie *Abies*: an den Enden der Jahrestriebe des Hauptstamms bilden quirlig gedrängte Knospen die Seitenachsen erster Ordnung. Später aber werden Seitenachsen, die teilweise schon vorher vorhanden waren, ebenso stark oder selbst stärker als die Hauptachse, so daß diese in ihrer Bedeutung zurücktritt. Die basalen Seitenglieder gehen nunmehr an den starken Ästen zu grunde, während in der vorigen Periode die unteren Äste von der Spitze nach der Basis zu absterben. Die Vorgänge wiederholen sich in ± vollkommener Weise an allen Seitengliedern, die das eigentliche Gerüst der Krone bilden. Dazu kommt die Bildung sympodialer Verzweigungssysteme. Die Spitzen der Triebe sterben ab, Seitenglieder nehmen die Wachstumsrichtung der Mutterachse an und setzen diese scheinbar fort.

Beim Jahreszuwachs der *Pinus*-Arten sind verschiedene Fälle möglich (vgl. z. B. Shaw, in Bot. Gaz. XLIII [1907], 205—209). Der Jahreszuwachs kann (wie bei allen Arten der Untergattung *Haploxyylon*, bei *P. silvestris* und Verwandten) aus einem einfachen Trieb mit endständiger Winterknospe und subterminalen Quirlknospen (resp. ♀ Blütenzapfen) bestehen, dessen Basis (an der ♂ Blüten sitzen konnten) nackt, kurzzweiglos ist. Oder er kann aus mehreren Stockwerken bestehen (mehrgliedriger Jahreszuwachs, z. B. *P. Banksiana*, *P. taeda* usw.), deren jedes durch nackte, kurzzweiglose Basis und eventuell durch subterminale Knospen (oder ♀ Blüten) kenntlich ist; der ganze Jahreszuwachs hat eine Terminalknospe. Beide Formen gehen aus einer Winterknospe vor und sind auch schon in ihr ± vollkommen kenntlich angelegt; beim Austreiben handelt es sich nur um die weitere Ausbildung des Systems. Die stockwerkartige Zusammensetzung des Jahreszuwachses ist ein Merkmal, das sich bei den höher entwickelten *Diploxyylon*-Arten allmählich herausbildet; es gibt Arten, bei denen der mehrgliedrige Jahreszuwachs sich selten findet, dann solche, bei denen er häufig ist (z. B. *P. halepensis*) oder bei denen er ± konstant ist. Da im zweiten Jahre sowohl die terminale als die subterminalen Knospen als auch die unteren Knospen austreiben können, erscheint der Jahreszuwachs dann nicht nur am

bilden. Dazu kommt die Bildung sympodialer Verzweigungssysteme. Die Spitzen der Triebe sterben ab, Seitenglieder nehmen die Wachstumsrichtung der Mutterachse an und setzen diese scheinbar fort.

Beim Jahreszuwachs der *Pinus*-Arten sind verschiedene Fälle möglich (vgl. z. B. Shaw, in Bot. Gaz. XLIII [1907], 205—209). Der Jahreszuwachs kann (wie bei allen Arten der Untergattung *Haploxyylon*, bei *P. silvestris* und Verwandten) aus einem einfachen Trieb mit endständiger Winterknospe und subterminalen Quirlknospen (resp. ♀ Blütenzapfen) bestehen, dessen Basis (an der ♂ Blüten sitzen konnten) nackt, kurzzweiglos ist. Oder er kann aus mehreren Stockwerken bestehen (mehrgliedriger Jahreszuwachs, z. B. *P. Banksiana*, *P. taeda* usw.), deren jedes durch nackte, kurzzweiglose Basis und eventuell durch subterminale Knospen (oder ♀ Blüten) kenntlich ist; der ganze Jahreszuwachs hat eine Terminalknospe. Beide Formen gehen aus einer Winterknospe vor und sind auch schon in ihr ± vollkommen kenntlich angelegt; beim Austreiben handelt es sich nur um die weitere Ausbildung des Systems. Die stockwerkartige Zusammensetzung des Jahreszuwachses ist ein Merkmal, das sich bei den höher entwickelten *Diploxyylon*-Arten allmählich herausbildet; es gibt Arten, bei denen der mehrgliedrige Jahreszuwachs sich selten findet, dann solche, bei denen er häufig ist (z. B. *P. halepensis*) oder bei denen er ± konstant ist. Da im zweiten Jahre sowohl die terminale als die subterminalen Knospen als auch die unteren Knospen austreiben können, erscheint der Jahreszuwachs dann nicht nur am

Gipfel, sondern auch weiter unten verzweigt, resp. mit Zapfen versehen. Die typische Zusammensetzung des Zuwachses kann vorgetäuscht werden durch nachträgliches Sommerwachstum eines einfachen Jahrestriebes ohne Anlage in der Winterknospe. Diese Fortsetzung des Frühjahrstriebes ist kenntlich durch grüne Scheidenblätter, die, nicht zum Schutze der Winterknospe ausgebildet, mehr den Charakter von Primärblättern annehmen und später durch kürzere Blätter der Kurzzweige.

Die Stellung der Zapfen an den Zweigen, die mit der Form des Jahreszuwachses im Zusammenhang steht, ist hiernach bei *Pinus* von systematischer Bedeutung (vgl. auch Mayr, Fremdl. Wald- und Parkbäume [1906] 352). Der häufigste Fall ist die subterminale Stellung der Zapfen bei einfachem Trieb, natürlich nur im ersten Jahre; bis zu ihrer Reife müssen sie durch den neuen Jahrestrieb in seitliche Stellung gebracht werden; die Zapfen können ± zahlreich gewirkt sein oder auch einzeln subterminal stehen. Dann können die jungen Zapfen durch erneutes Sommerwachstum des Triebes in seitliche Stellung gebracht werden; das ist systematisch ohne Belang, da solches Wachstum bei verschiedenen Arten gelegentlich eintreten kann. Ist der Jahreszuwachs typisch mehrgliedrig, so können am Ende jedes Gliedes Zapfen einzeln oder zu mehreren auftreten; hier können also typisch laterale Zapfen vorhanden sein; häufig finden sich aber bei Arten mit mehrgliedrigem Zuwachs besonders im höheren Alter einfache Triebe, so daß dieses Merkmal in systematischer Hinsicht nicht überschätzt werden darf und besonders bei einzelnen Herbarexemplaren nur bei Vorhandensein, nicht aber bei Fehlen von Bedeutung ist. Als besonderes Beispiel für Variation führt Shaw die von ihm beschriebene Art *P. Altamirani* (später von ihm mit *P. Lawsonii* vereinigt) an, bei der gewöhnlich subterminale Zapfen, dann aber auch laterale bei zweigliedrigem Jahreszuwachs vorkommen und endlich auch pseudolaterale Zapfen infolge von Sommerwachstum gefunden werden.

Von besonderer Wichtigkeit für den Aufbau des Vegetationskörpers ist auch der Umstand, ob nur Langzweige vorhanden sind (*Abies*, *Picea* usw.) oder ob ein scharfer Gegensatz zwischen Langzweigen und Kurzzweigen vorhanden ist (*Pinus*, *Cedrus*, *Larix*, *Pseudolarix*). In bezug auf die Ausbildung der Kurzzweige weicht wiederum *Pinus* von den drei anderen Gattungen in wesentlichen Punkten ab. Bei *Pinus* trägt der Langzweig (oder Langtrieb am Hauptstamm) nur Schuppenblätter. Bei *P. silvestris* z. B. stehen an den Langzweigen die Schuppenblätter in  $\frac{5}{12}$  Stellung, in ihrer Achsel entstehen ganz verkürzte Kurzzweige, die nur zwei Laubblätter (bei anderen Arten bis 8 Blätter; vgl. bei *Pinus*) tragen (Fig. 147); die Nadeln können bis 6–8 Jahre alt werden. Bemerkenswert ist, daß sich die Kurzzweige noch im Jahre des Austreibens der Langzweige entwickeln, daß also die Verzweigung des Langzweiges »antizipiert« ist, während sonst bei den *P.* die Jahrestriebe unverzweigt sind und im selben Jahr nur Knospen in den Blattachsen erzeugen. Am Kurzzweig entstehen zunächst Niederblätter, deren erstes Paar transversal gerichtet ist; die unteren Niederblätter sind kurz, die oberen länger, dünnhäutig, scheidenförmig, alle übereinanderfallend; dann folgen die beiden in der Knospelage flach aufeinander liegenden Nadelblätter, zwischen denen die Vegetationspitze verkümmert. Die aus den Niederblättern gebildete »Scheide« umgibt die jungen Blätter und bildet für sie beim Austreiben einen Schutz gegen Temperatureinflüsse usw. Die Scheide kann längere Zeit persistieren oder bald völlig abfallen. Langzweigknospen entstehen also nur am Gipfel der Langzweige (mit Ausnahme der Arten mit mehrgliedrigem Jahreszuwachs); die Langzweige sind zuerst ± in die Höhe gerichtet, erst später werden die Äste mehr horizontal.

Bei *Larix* tragen auch die Langzweige Nadelblätter, die nach einer Vegetationsperiode abfallen; die Kurzzweige können sich jährlich etwas verlängernd viele Jahre

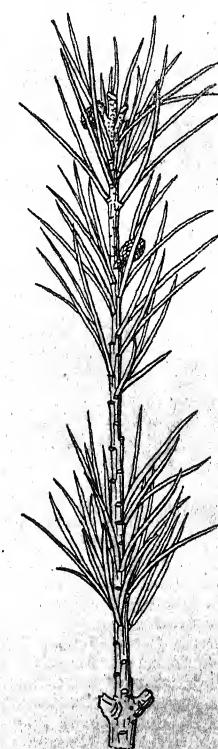


Fig. 146. *Pinus Banksiana*, mehrgliedriger Jahreszuwachs. (Nach Shaw, in Bot. Gaz. XLIII.)

periode an ihrem Ende ein Nadelbüschel hervor. Die Kurzzweige können leicht in Langzweige übergehen, die stets aus der Verlängerung von Kurzzweigen und zwar terminal an einem älteren Langzweig oder seitlich entstehen; der Übergang kann bereits im ersten Jahre nach kurzer Entwicklung des Kurzzweiges oder auch in späteren Jahren erfolgen. Wenn die Kurzzweige in einen Blütenstand ausgehen, sterben sie ab; diejenigen, die ♀ Blüten erzeugen, tragen gleichzeitig ein Laubblattbüschel, die in eine ♂ Blüte endigen sind im Blütenjahre blattlos. In den meisten Fällen wird der größte Teil der Nebenachsen am Langzweig zu Kurzzweigen, so daß die ersten schlank, fast rutenartig, schwach verzweigt sind. Im Gegensatz zu *Pinus* entwickeln die Kurzzweige erst im zweiten Jahre Laubblätter, sind also nicht antizipiert. Ähnlich wie *Larix* verhält sich auch *Cedrus*, bei welcher Gattung die Kurzzweige oft ein hohes Alter erreichen.

Die Laubknospen der *P.* sind von charakteristischer Form und die Verschiedenheit ihrer Gestaltung ist oft von systematischer Bedeutung. Stets sind sie von Knospenschuppen (reduzierten Blättern ohne Spreitenentwicklung) bedeckt. Sie stehen entweder terminal (Gipfelknospen) oder axillär, wobei dann die beiden ersten Schuppen transversal gerichtet sind; wie schon erwähnt, bringen besonders die oberen Blätter der Triebe Achselknospen hervor und die der Gipfelknospe am nächsten stehenden kommen zur kräftigsten Ausbildung. Entweder sind die Knospen harzlos oder sie enthalten ± reichlich Harz, das oft austritt, die Schuppen miteinander verklebt und oft die ganze Knospe überzieht (bei *Abies* z. B. unterscheiden sich die Arten in diesem Merkmal); auch durch Haarbildungen können die Schuppen miteinander verbunden sein, so sind z. B. bei *Pinus australis* die Schuppen am Rande lang gewimpert. Bei *Picea*-Arten wird die Knospe außer durch die Schuppen noch dadurch geschützt, das die obersten Nadelblätter sich aufrichten und über der Knospe zusammenschließen. In Form und Größe herrscht große Variation; so sind bei *Abies* bei den verschiedenen Arten die Knospen kugelig bis spindelförmig (letzteres z. B. bei *Abies venusta*, wo sie bis 2 cm lang werden); die längsten Knospen (bis 6 cm) finden sich bei *Pinus australis*. Auch das Durchbrechen des wachsenden Triebes durch die Knospenhülle kann auf verschiedene Weise vor sich gehen. Meist werden die oberen Knospenschuppen auseinandergedrückt und die Schuppen bleiben dann am Grunde des Sprosses stehen. In selteneren Fällen (*Picea*-Arten, z. B. *Picea excelsa*, *P. pungens*) werden die oberen Schuppen wie eine Kappe vom wachsenden Trieb in die Höhe gehoben. Die Schuppenhülle wird zunächst unter interkalarem Wachstum der einzelnen Schuppen an ihrer Basis verlängert, dann reißen

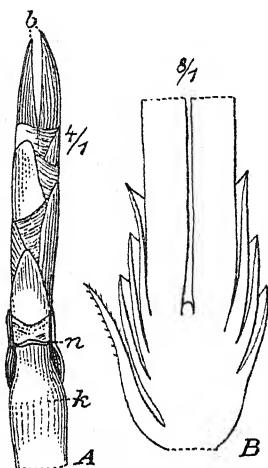


Fig. 147. Kurzzweig von *Pinus sylvestris* L. A Die jungen beiden Nadelblätter *b*, noch umgeben von den Schuppen der Kurzzweigscheide; *n* Narbe des Tragblattes des Kurzzweiges; *k* Blattkissen dieses Blattes. B Längsschnitt durch den unteren Teil des Kurzzweiges mit dem schuppenförmigen Tragblatt; zwischen den beiden Nadeln die unentwickelte Knospe. (A nach Kirchner, B nach Willkomm.)

die mittleren und obersten Schuppen am Grunde los, während sie an ihren Spitzen miteinander verklebt bleiben und so die Kappe bilden; die unteren Schuppen bleiben noch lange an der Basis des Triebes stehen.

2. Blätter. Mit Ausnahme der Knospenschuppen und der Schuppenblätter an den Langtrieben bei *Pinus*, von denen schon oben die Rede war, sind die Blätter an den vegetativen Trieben in der Form von »Nadeln« vorhanden, also schmal bis sehr schmal linealisch, langgestreckt. Die Nadeln sind von einem Mittelnerv durchzogen, der oft unterseits als Kiel hervortritt; ihre Farbe ist meist ein sattes Grün, seltener sind blaugrüne, graugrüne oder hellere Töne, bei *Larix* sind die Blätter freudig grün. Oft sind die Blätter beim Hervortreten aus der Knospe heller gefärbt als später, wodurch beim Austreiben schöne Farbenkontraste am Baum entstehen. Die längsten Blätter finden sich bei *Pinus*-Arten (*P. pinea* bis 20 cm, *P. longifolia*, *P. Coulteri* und einige andere Arten bis 30 cm, *P. palustris* bis 40 cm); verhältnismäßig kurz sind sie bei *Picea* und *Tsuga*, bei *Abies* werden sie bei den prachtvoll benadelten Arten *A. grandis* und *A. concolor* 5 und 7 cm lang. Die Form und Länge der Blätter kann an Exemplaren derselben Art beträchtlich variieren (z. B. *Abies*), je

nachdem die Blätter an fruchtenden Gipfeltrieben oder an kräftigen unteren Trieben stehen; auch sind an horizontalen Zweigen die Blätter der Unterseite oft anders als die der Oberseite gestaltet. Die Querschnittsform des Blattes ist für die Gattungen einigermaßen charakteristisch, doch nicht durchweg gleichmäßig. Bei *Abies* sind die Blätter meist flach, unterseits gekielt, mit Streifen von Spaltöffnungsreihen neben dem Kiel, bei *Picea* meist vierkantig, im Querschnitt rhombisch, mit Spaltöffnungsreihen auf allen vier Seiten. Nähere Einzelheiten für die verschiedenen Gattungen mögen im systematischen Teil nachgesehen werden. Bei *Pinus* sind die Nadeln auf dem Rücken gerundet, auf der Bauchseite flach oder mit einer Mittelkante versehen. Dies hängt von der Zahl der Nadeln ab, die im Kurzzweig zusammenstehen; dadurch, daß sie anfangs in eine Niederblattscheide eingeschlossen und aneinander gedrückt sind, teilen sie sich, auf dem Querschnitt betrachtet, in den Raum eines Kreises. Bei 2 Nadeln (z. B. *P. silvestris*) werden diese somit halbkreisförmig, bei 3 Nadeln als Sektoren mit einem Innenwinkel von 120°, bei 5 Nadeln mit einem Innenwinkel von 72° auf dem Querschnitt sich darstellen; enthält der Kurzzweig etwa nur eine Nadel (*P. monophylla*), so wird diese stielrund erscheinen.

Bei *Pinus* und *Tsuga* sind die Blätter oft am Rande durch kurze steife, haarförmige Emergenzen fein gesägt, bei den anderen Gattungen ist der Rand meist glatt. Am Grunde sind die Blätter meist kurz stielförmig zusammengezogen und laufen dann am Zweig herab.

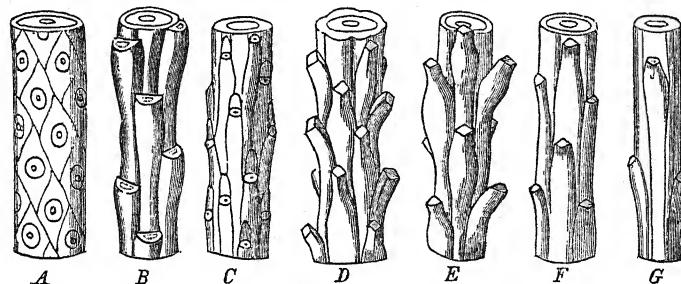


Fig. 148. Blattnarben und Blattkissen einiger Pinaceae. A *Abies alba*. B *Tsuga canadensis*. C *Pseudotsuga taxifolia*. D *Picea excelsa*. E *Cedrus patula*. F *Larix decidua*. G *Pseudolarix Kaempferi*. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 31.)

Beim Abfall des Blattes stellt die Abbruchstelle die Blattnarbe dar, während am Zweig das Blattkissen (Blattpolster) stehen bleibt. In dessen Gestaltung ergeben sich wichtige Unterschiede zwischen den einzelnen Gattungen, die für die systematische Gruppierung Verwendung finden (vgl. Fig. 148). So sind bei *Picea* die Blattkissen schmale Wülste, die durch scharfe Furchen getrennt sind und einen stark vorspringenden, sich vom Zweig abhebenden Fortsatz haben, der nach Abfall des Blattes stehen bleibt, so daß die Zweige im entblätterten Zustande höckerig sind; das Blattkissen setzt sich noch etwas über der Ansatzstelle des vierkantigen Blattstieles nach oben zu fort. Im Gegensatz dazu lösen sich die Blätter bei *Abies* unmittelbar am Zweig ab, so daß die Blattkissen nicht hervortreten und der Zweig glatt ist; die Narben sind kreisrund. *Pseudotsuga* hat kaum hervortretende Blattkissen; bei *Tsuga* sind die Blattkissen stark entwickelt und durch Furchen getrennt, doch springen ihre Enden nicht so sehr wie bei *Picea* hervor.

Mit Ausnahme von *Larix* bleiben die Nadeln länger als ein Jahr am Zweige sitzen, die Bäume sind also immergrün. Die *Larix*-Arten sind im Winter kahl, die im Frühjahr erzeugten Nadeln verfärbten sich gelb im Herbst und fallen ab; bei der in der Kurzzweigform ähnlichen Gattung *Cedrus* dauern die Nadeln mehrere Jahre. Bei *Abies alba* beträgt die Dauer 6—9 (gelegentlich 10—12) Jahre, bei *Picea excelsa* 8—9 (gelegentlich 10—12) Jahre. Sehr verschieden verhalten sich die *Pinus*-Arten; die Nadeln fallen bei *P. strobus* und bei *P. palustris* im Herbst des 2. Jahres, bei *P. Lambertiana* im 2. oder 3. Jahr, bei *P. silvestris* meist im 3. Jahr, bei *P. cembra* im 4.—7. Jahr; am längsten dauern sie bei *Pinus aristata* und *P. Balfouriana* (12—14 Jahre). Der Habitus der Kiefernarten wird durch die Nadeldauer beeinflußt; fallen diese bald ab, so bilden sie Büschel an den Zweigenden; bleiben sie dagegen lange sitzen, so gewinnen die Zweige ein bürstenähnliches oder fuchsschwanzähnliches Aussehen (Foxtail-Pines, *P. Balfouriana* und Verwandte).

Die Blätter sind an den Zweigen (mit Ausnahme der gewirbelten Blätter an den Kurzzweigen von *Pinus*) spiralig inseriert, häufige Divergenzen sind  $\frac{8}{21}$  und  $\frac{13}{34}$ . Die spiralige Anordnung ist an den aufrechten Haupttrieben, an denen die Blätter nach allen Seiten gerichtet sind, stets deutlich, an den horizontalen Seitenzweigen können die Blätter  $\pm$  gescheitelt ausgebreitet sein. Das gilt besonders für viele Arten von *Abies*, sowie für *Tsuga* und *Pseudotsuga*. Auch hier ist die Insertion eine spirale, die Scheitelung kommt durch Drehung der Basis des Blattes zustande. Sie ist am stärksten ausgeprägt bei beschatteten Seitenzweigen, bei denen auf diese Weise die Blätter in eine günstige Lichtlage kommen; bei stärker belichteten horizontalen Seitenzweigen richten sich die Blätter der Zweigunterseite gekrümmt aufwärts, die der Oberseite bleiben in ihrer Stellung, so daß alle nach oben gewendet sind. Die meisten Arten von *Picea* zeigen keine Scheitelung der vierkantigen Blätter; bei stärker beschatteten Seitenzweigen richten sich alle Blätter  $\pm$  nach oben. Bei *Picea omorika* und Verwandten sind die Blätter mehr denen von *Abies* ähnlich, zusammengedrückt abgeflacht und auch an Seitenzweigen oft gescheitelt; sie zeigen auch zwei weiße Spaltöffnungs-Streifen, doch verlaufen diese im Gegensatz zu *Abies* auf der morphologischen Oberseite des Blattes. Bei Scheitelung der Blätter werden diese dann so gedreht, daß sich die weißstreifige Seite nach unten, die glänzend grüne Seite nach oben wendet. Die morphologische Unterseite wird also zur Rückenseite (nach oben gewendet), die morphologische Oberseite zur Bauchseite (nach unten gewendet).

3. Wurzel. Die Hauptwurzel entwickelt sich oft zu einer mächtigen, tief in den Boden dringenden Pfahlwurzel, so bei *Pinus silvestris* oder *P. maritima* (*P. pinaster*). Der Boden spielt hierbei natürlich eine große Rolle; *P. silvestris* gedeiht vorzugsweise auf Sandboden, der ein Eindringen der Pfahlwurzel gestattet; von dieser gehen dann zahlreiche  $\pm$  oberflächlich verlaufende oder schief in den Boden absteigende Seitenwurzeln aus, so daß die Kiefer eine hohe Standfestigkeit besitzt. Andere *Pinus*-Arten haben dagegen keine entwickelte Pfahlwurzel, so *P. montana*, bei der das Wurzelsystem sich flach ausbreitet. Ebenso flachwurzelnd ist die Fichte, *Picea excelsa*, die deshalb leicht vom Sturm geworfen werden kann. Auch bei der Lärche, *Larix decidua*, fehlt eine längere Pfahlwurzel; eine starke Befestigung im Boden wird aber dadurch erreicht, daß die meisten großen Seitenwurzeln nicht flach streichen, sondern sich bald abwärts wenden.

Im allgemeinen ist bei der Bewurzelung zu unterscheiden zwischen den Bereicherungswurzeln (Langwurzeln, Triebwurzeln), die dem System den eigentlichen Charakter geben, und den kleinen Ernährungswurzeln (Kurzwurzeln), die kein größeres Alter erreichen, reicher, oft büschelig oder traubig verzweigt sind oder kleine Klumpen bilden; sie treten besonders als Mykorrhizen auf (vgl. bei Anatomie der Wurzel).

### Anatomie der Vegetationsorgane.

Literatur: H. R. Goeppert, De Coniferarum structura anatomica. Breslau 1841. — Hildebrand, Der Bau der Coniferenspaltöffnungen und einige Bemerkungen über die Vertheilung derselben, in Bot. Zeit. XVIII (1860) 149—152, T. IV. — G. Kraus, Mikroskopische Untersuchungen über den Bau lebender und vorweltlicher Nadelhölzer, in Würzburger naturw. Zeitschr. V (1864) 144—200, T. V. — F. Thomas, Zur vergleichenden Anatomie der Coniferen-Laubbäume, in Pringsh. Jahrb. wissensch. Bot. IV (1865) 23—63. — J. Schroeder, Das Holz der Coniferen. Dresden 1872. — J. Reinke, Andeutungen über den Bau der Wurzeln von *Pinus Pinea*, in Botan. Zeit. XXX (1872) 49—53, T. 1; Zur Geschichte unserer Kenntnisse vom Bau der Wurzelspitze, I. c. (1872) 661—671. — K. Sanio, Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.), in Pringsh. Jahrb. wissensch. Bot. IX (1873) 50—126, T. 5—14. — C. E. Bertrand, Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères, in Ann. Sc. Nat. 5. Sér. XX (1874) 5—153, T. 1—12. — A. De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. (Hofmeister, Handb. Physiol. Bot. III) 1877. — J. Moeller, Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882. — P. Schulz, Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes, in Jahrb. Kgl. Botan. Garten und Bot. Mus. Berlin II (1883) 210—232, T. VII. — E. Russow, Zur Kenntnis des Holzes, insonderheit des Coniferenholzes, in Bot. Centralbl. XIII (1883) 29—40, 60—68, 95—109, 134—144, 166—173, T. 1—5. — K. Wilhelm, Über eine Eigenthümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. I (1883) 325—330. — Y. Nakamura, Über den anatomischen Bau des Holzes der wichtigsten japanischen Coniferen. Untersuch. aus dem forstbot. Instit. München III (1883) 17—46, T. 2—5. — L. Kny, Anatomie des Holzes von *Pinus silvestris* L., Erläut. Text zu den Botan. Wandtafeln 51—54 (1884). — A. Mahlert, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubbäume der Coniferen mit besonderer Berücksichtigung des Spaltöffnungs-Apparates, in

Bot. Centralbl. XXIV (1885) 54—59, 85—88, 118—122, 149—153, 180—185, 214—218, 248—249, 278—281, 310—312, T. 1—2. — H. Fischer, Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Markstrahlengewebes und der jährlichen Zuwachszenen im Holzkörper von Stamm, Wurzeln und Ästen bei *Pinus Abies* L., in Flora LXVIII (1885) 263—278, 279—294, 302—309, 318—321, T. 4. — A. Kleeb erg, Die Markstrahlen der Coniferen, in Botan. Zeit. XLIII (1885) 673—686, 689—697, 709—714, 721—729, T. 7. — J. Behrens, Über die anatomischen Beziehungen zwischen Blatt und Rinde der Coniferen. Dissert. Kiel 1886. — C. Müller, Über die Balken in den Holzelementen der Coniferen, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. VII (1890) (17—46) T. 14. — E. Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891 (Coniferen p. 1—140). — Ph. van Tieghem, Structure et affinités des *Abies* et des genres les plus voisins, in Bull. Soc. Bot. France XXXVIII (1891) 406—415; Sur la structure primaire et les affinités des Pins, in Journ. de Bot. V (1891) 265—271, 281—288. — H. Mayr, Das Harz der deutschen Nadelwaldbäume. Ztschr. für Forst- und Jagdwesen XXV (1893) 313—324, 389—417, 565—575, 654—670. — C. v. Tüb e u f, Die Haarbildungen der Coniferen, in Forstl.-naturw. Zeitschr. V (1896) 109—144, 173—193, T. 1—12. — A. P. Anderson, Comparative anatomy of the normal and diseased organs of *Abies balsamea* affected with *Aecidium elatinum*, in Bot. Gaz. XXIV (1897) 309—344, T. 14—15. — E. Schwabach, Zur Kenntnis der Harzabscheidungen in Coniferennadeln, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. XVII (1899) 291—302, T. 22; Bemerkungen zu den Angaben von A. Tschirch über die Harzabscheidungen in Coniferennadeln I. c. XVIII (1900) 417—421. — E. C. Jeffrey, The structure and development of the stem in the Pteridophyta and Gymnosperms, in Philos. Trans. Roy. Soc. London Ser. B. CXCV (1902) 119—146, T. 1—6. — Ch. Bernard, Le bois centripète dans les feuilles de Conifères, in Beih. Bot. Centralbl. XVII (1904) 241—310, T. 3. — W. Zang, Die Anatomie der Kiefernadel und ihre Verwendung zur systematischen Gliederung der Gattung *Pinus*. Dissert. Gießen 1904. — D. P. Penhallow, The anatomy of the North American Coniferales together with certain exotic species from Japan and Australasia, in The Amer. Natur. XXXVIII (1904) 248—273, 331—359, 523—554, 691—723. — G. Chauveau, Origine secondaire du double faisceau foliaire chez les sapins (*Abies*) et les Pins (*Pinus*), in Ann. Sc. Nat. 8 Sér. XIX (1904) 335 bis 348. — W. Gothan, Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. Dissert. Berlin 1905, zugleich Abh. Kgl. Geol. Landesanst. Berlin N. F. Heft 44. — E. C. Jeffrey, The comparative anatomy and phylogeny of the Coniferales. Part. 2 — The *Abietinae*, in Mem. Boston Soc. Nat. Hist. VI no. 1 (1905) 1—37, T. 1—7. — D. P. Penhallow, A manual of the North American Gymnosperms. Boston 1907. — A. Tschirch, Die Harze und die Harzbehälter. 2. Aufl. Leipzig 1906. — S. Rywosch, Einiges über Harzgänge in den Blättern der Gattung *Picea*, in Engl. Bot. Jahrb. XLI (1908) 373—376. — J. W. Bailey, The structure of the wood in the *Pineae*, in Bot. Gaz. XLVIII (1909) 47—55, T. 5. — W. P. Thompson, The origin of ray-tracheides in the *Coniferae*, in Bot. Gaz. L (1910) 101—116; Ray tracheids in *Abies*, I. c. LIII (1912) 331—338, T. 24—25. — W. Noelle, Studien zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Coniferenwurzeln mit Rücksicht auf die Systematik, in Botan. Zeit. LXVIII (1910) I. Abt. 169—266. — Eloise Gerry, The distribution of the »Bars of Sanio« in the *Coniferales*, in Ann. of Bot. XXIV (1910) 119—123, T. 13. — Percy Groom and W. Rushton, The structure of the wood of East Indian species of *Pinus*, in Journ. Linn. Soc. XLI (1913) 457—490, T. 24—25. — R. Kräuse, Die Bedeutung der Anatomie lebender und fossiler Hölzer für die Phylogenie der Coniferen, in Naturw. Wochenschr. 1917 no. 23. — Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, 3. Aufl. II (1918; Hölzer bearbeitet von K. Wilhelm p. 277—829). — R. Florin, Über Cuticularstrukturen der Blätter bei einigen rezenten und fossilen Coniferen, in Ark. für Bot. XVI no. 6 (1920). — H. Feustel, Anatomie und Biologie der Gymnospermenblätter, in Beih. Bot. Centralbl. XXXVIII. 2. Abt. (1921) 177—257. — W. Eckhold, Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Coniferen, in Jahrb. Preuß. Geol. Landesanstalt XLII, 1921 (1922) 472—505. — Isabel Soar, The structure and function of the endodermis in the leaves of the *Abietinae*, in The New Phytologist XXI (1922) 269—292. — E. Hannig, Untersuchungen über die Harzbildung in Coniferennadeln, in Zeitschr. für Bot. XIV (1922) 385—421, T. 3—4. — Annfried Franek, Über die Harzbildung in Holz und Rinde der Koniferen, in Botan. Archiv III (1923) 173—184. — E. Melin, Untersuchungen über die *Larix*-Mykorrhiza. I. Synthesen der Mykorrhiza in Reinkultur. Svensk Bot. Tidskr. XVI (1922) 161—196; Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus silvestris* L. und *Picea Abies* (L.) Karst., in Mykol. Unters. und Berichte von Dr. Richard Falk II (1923) 73—331, T. 1—3. (Siehe dort weitere Literatur). — C. Hammarlund, *Boletus elegans* Schum. und *Larix*-Mykorrhiza, in Botan. Notiser (1923) 305—326. — B. Kubart, Einige Bemerkungen über den diagnostischen Wert des Markkörpers bei Coniferenhölzern, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. XLII (1924) 273—276. — J. Pipault, La Feuille des Pins; contribution à son étude anatomique. Thèse Doct. Univ. (Pharmacie) Paris (1923). (Nicht mehr benutzt, mir nur aus Ref. bekannt geworden).

1. Blatt. Im anatomischen Bau des schmalen Pinaceen-Blattes, der »Nadel«, treten viele Merkmale auf, die wir als charakteristisch für xerophile Gewächse anzusehen gewohnt sind.

Die Epidermiszellen sind in der Längsrichtung des Blattes gestreckt und haben stark verdickte Außenwände; die Wände sind im allgemeinen verholzt, eine Ausnahme bildet *Pseudolarix*. Bei *Pinus* sind nicht nur die Außenwände, sondern alle Wände stark verdickt, oft bis zum Verschwinden des Lumens; feinporige Tüpfel durchbrechen die Wandverdickungen; es ist hierbei bemerkenswert, daß die Kanäle benachbarter Zellen sich nicht immer entsprechen, daß besonders auch Kanäle nach außen, nach der Oberfläche des Blattes zu gerichtet sind. Die Cuticula ist stark entwickelt und zieht sich tief zwischen die Epidermiszellen von außen herein.

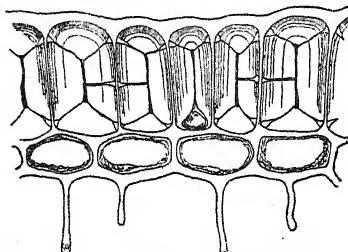


Fig. 149. Querschnitt durch die Epidermis des Blattes von *Pinus montana*. (Nach Haberlandt, Phys. Pflanzenanatomie.)

Haufwerk unregelmäßig geformter Körnchen darstellen; sie finden sich im Bereich der längs verlaufenden Spaltöffnungsreihen und bilden oft auffallende weiße Streifen, so besonders bei *Abies* auf der Blattunterseite neben dem Mittelnerven.

An die Epidermis schließt sich ein Hypoderm aus bastähnlichen, meist verholzten, in der Längsrichtung des Blattes gestreckten, im Querschnitt rundlichen,  $\pm$  verdickten Zellen.

Bei den Arten der Gattung *Pinus* und *Tsuga* sind die Blattkanten oft feingesägt, indem die dickwandigen Epidermiszellen sich kegelförmig in der Richtung nach der Blattspitze zu verlängern; die Sägezähne können auch mehrzellig sein. Bei *Picea* können solche Zähne an den Blättern junger Exemplare vorkommen.

Charakteristisch sind die Wachsabsonderungen auf der Blattoberfläche, die stärker vergrößert ein

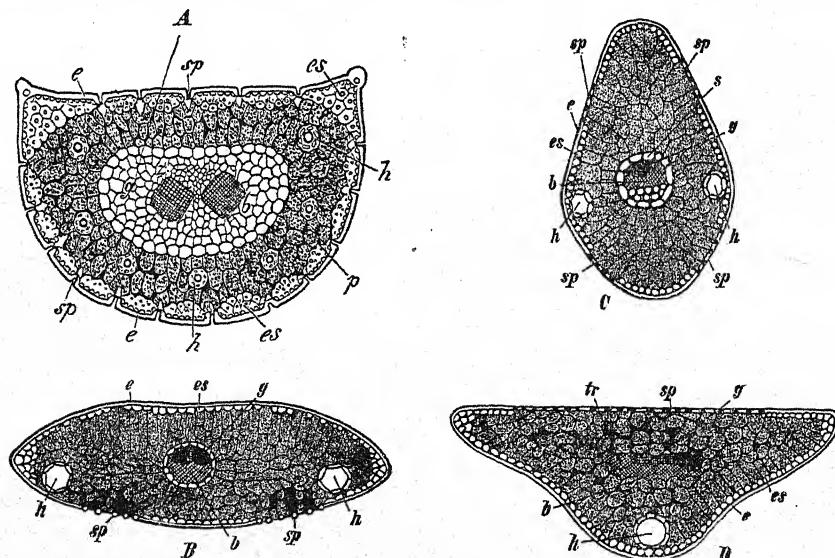


Fig. 150. Schematische Querschnitte durch das Blatt von *Pinus pinaster* (A, nach Sachs, 50/1), *Abies alba* (B), *Picea excelsa* (C), *Juniperus communis* (D). e Epidermis, es Hypoderm, sp Spaltöffnungen, p Parenchym, h Harzgänge, g Xylem, b Phloem, s Scheide. (E. P. I. Aufl. II. 1. p. 38.)

Dieses Hypoderm ist bei den Gattungen und Arten sehr verschieden stark entwickelt. In der Gattung *Pinus* ist es z. B. sehr ausgeprägt bei *P. laricio* und *P. pinea*, mindestens dreischichtig und stark verdickt, nur an den Spaltöffnungen unterbrochen; bei *P. silvestris* ist es einschichtig, nur in den Kanten mehrschichtig. Bei *Picea* und *Cedrus* ist eine nur an den Spaltöffnungen unterbrochene Lage von Hypodermzellen vorhanden; bei *Abies* finden sich Arten, bei denen das Hypoderm bis auf die Blattkanten fehlt (z. B. *A. balsamea*), bei anderen wiederum ist es gut entwickelt; der Gattung *Pseudolarix* fehlt die geschlossene Hypodermischicht, an die Epidermis schließen sich nur vereinzelte unverholzte bastähnliche Zellen an.

Die Verteilung der Spaltöffnungen über die Blattoberfläche wurde schon bei der morphologischen Betrachtung des Blattes berührt. Die Schließzellen sind von der Angiospermenform wenig verschieden; sie sind stets unter die Epidermis eingesenkt, so daß eine äußere Atemhöhle entsteht. Dabei sind, wie zuerst Hildebrand hervorhebt, verschiedene Typen ausgebildet: Die die Schließzellen umgebenden Epidermiszellen können mit ihrer oberen Wand tiefer als die allgemeine Wand der Epidermis liegen, sie ziehen also mit ihren Außenwandungen ± geneigt zu diesen herunter, ohne einen Wall (leistenförmigen Vorsprung) zu bilden, und zwar sind 1 oder 2 Kreise von Zellen um die Schließzellen so geneigt (2 Kreise bei *Picea*- und *Abies*-Arten, 1 Kreis z. B. bei *Pinus Coulteri*). Oder, wie es am häufigsten der Fall ist, die umgebenden Epidermiszellen liegen in einer Ebene mit den anderen; die Tiefe der Höhlung, an deren Grunde die Schließzellen liegen, ist dabei verschieden. Wilhelm fand bei vielen Pinaceen, daß die äußere Atemhöhle von einer feinkörnigen, wachsartigen Masse ausgefüllt ist, was anscheinend eine allgemeine Eigentümlichkeit der Coniferen darstellt. Es wird dadurch eine Herabsetzung

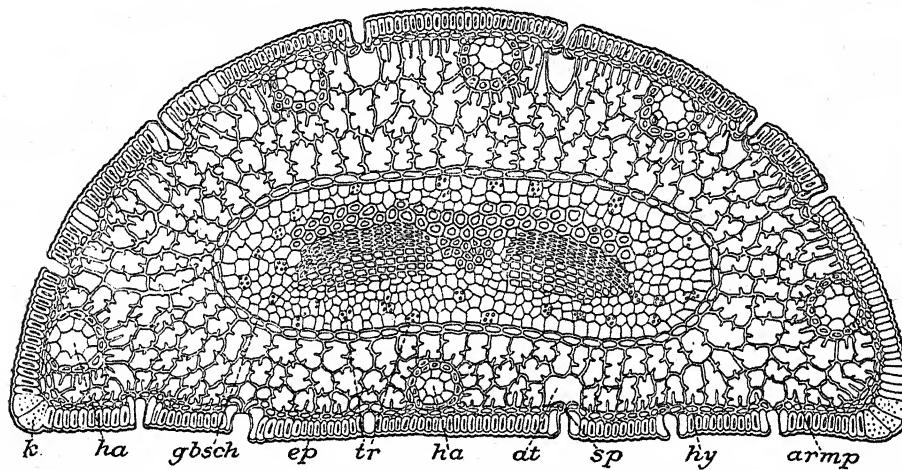


Fig. 151. Querschnitt durch das Blatt von *Pinus montana*, *ep* Epidermis, *k* Kantenzellen der Epidermis, *hy* Hypoderm, *sp* Spaltöffnung, *at* Atemhöhle, *armp* Armpalissaden, *gbsch* Gefäßbündelscheide, *tr* Transfusionsgewebe. (Nach E. Rübel, in Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgesch. Blütenpfl. Mitteleuropas I.)

der Transpiration erreicht, der Gasaustausch ist nur durch die dünnen Luftäderchen möglich, die zwischen den feinen Körnern der Ausfüllungsmasse vorhanden sind.

Das Assimilationsgewebe läßt oft eine deutliche Sonderung in Palissaden- und Schwammparenchym vermissen, so besonders bei *Pinus*. Hier folgen auf das Hautgewebe auf allen Seiten mehrere Schichten polygonaler Zellen, die charakteristische, senkrecht stehende Einfaltungen der Wände zeigen, durch die die Wandfläche bedeutend vergrößert wird; die Falten, an Zahl und Ausbildung bei den verschiedenen Arten und auch bei derselben Art wechselnd, springen frei in das Innere vor (Fig. 151). Bei *Abies* ist das Palissadenparenchym, das gewöhnlich in zwei Lagen an der Blattoberseite auftritt, deutlicher von dem anschließenden Schwammparenchym verschieden, ebenso bei *Tsuga*, *Pseudotsuga* und *Pseudolarix*. Bei *Picea* besteht das Parenchym aus rundlichen Zellen, die an das Hautgewebe angrenzenden Zellen strecken sich etwas senkrecht zu demselben und bilden eine Art Palissadenparenchym, ähnlich oder auch noch ausgeprägter ist die Scheidung bei *Larix*, bei welcher Gattung auch Membranfalten vorkommen können.

Stets sind in den Blättern Harzkanäle vorhanden, die zu zwei oder zu mehreren parallel der Längsachse verlaufen. Ihre Lage, die sich oft als sehr konstant erweist, wird bei mehreren Gattungen als wichtiges systematisches Merkmal gewertet, je nachdem sie dem Hautgewebe anliegen oder im Parenchym liegen oder an die Endodermis des Gefäßbündels grenzen (vgl. die Einteilung von *Pinus* und *Abies*). Es ist zwischen den zwei wesentlichen und den accessorischen Harzkanälen zu unterscheiden. Bei *Pinus* sind die beiden wesentlichen Harzkanäle in den Kanten des Blattes gelegen; dazu kommen acces-

sorische in wechselnder Anzahl, die nicht soweit längs durch das Blatt verlaufen, sondern meist auf den mittleren Teil des Blattes beschränkt sind; bei *P. silvestris* sind im ganzen bis 16 Kanäle vorhanden, bei *P. laricio* und *P. montana* 5, bei *P. densiflora* 4 usw. Die Epithelzellen sind bei *Pinus* dünnwandig, an sie schließt sich eine Scheide von entweder stark verdickten Sklerenchymzellen (z. B. *P. pinea*, *P. montana*) oder von meist dünnwandigen Zellen mit dazwischen verteilten dickwandigen Zellen oder von nur dünnwandigen Zellen. Bei *Picea* finden sich stets zwei der morphologischen Unterseite genäherte Harzgänge; diese können gelegentlich unterbrochen sein, so daß auf bestimmten Querschnitten einer oder beide fehlen können, doch fehlen sie nie, wie öfters behauptet, dem ganzen Blatte (vgl. Rywosch). Nach Mahlert weicht das Epithel der Harzgänge bei *Picea* dadurch von dem bei den anderen Gattungen ab, daß es meist aus Zellen besteht, deren Membranen stärker sind als bei den Zellen, die den Harzgang nach außen begrenzen. Die *Abies*-Arten haben gleichfalls zwei Harzgänge, deren Lage bei den Arten wechselt, bei *Tsuga* ist nur ein Harzgang zwischen Gefäßbündel und unterer Epidermis vorhanden, bei *Pseudolarix* finden sich fünf Harzgänge am Haupte, drei an der Oberseite (einer in der Mitte, zwei seitlich), zwei an der Unterseite seitlich.

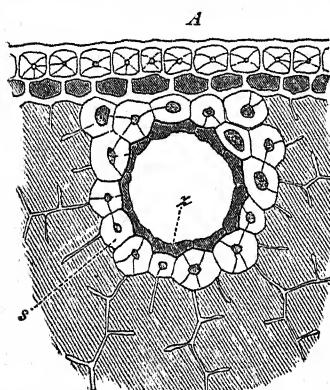


Fig. 152. Harzgang im Blatt von *Pinus silvestris* L. z Sekretzellen, s Schutzscheide. (Nach Haberlandt, Phys. Pflanzenanatomie.)

eine Resorption der mittleren (zuerst gebildeten) Phloem-Elemente und später der mittleren Xylem-Elemente ein, so daß allmählich die weiter rechts und links gelegenen Phloem- und Xylemgruppen durch einen Parenchymstreifen getrennt werden. Die Resorption und die Bildung von Parenchymzellen schreitet in den weiter erzeugten Gefäßbündel- und Cambiumelementen nach außen zu fort, so daß die ersten weiter getrennt werden und endlich der Anschein von zwei selbständigen Gefäßbündeln entsteht. Da die Entwicklung beim Phloem früher eingesetzt hat, so ist auch hier die Parenchymbildung stärker, und die beiden getrennten Bündelstränge divergieren in charakteristischer Weise. Im fertigen Blatt sind die ursprünglichen Gefäßbündelteile durch die Resorption verschwunden, es sind nur noch jüngere vorhanden. Bei manchen Arten (z. B. *P. silvestris*) setzt die Trennung schon sehr früh ein, so daß nur in ganz jungen Blättern das einheitliche Bündel zu finden ist. Bei *Abies* verläuft die Entwicklung ähnlich; auch hier ist ursprünglich nur ein Bündel vorhanden.

Das Gefäßbündel ist stets typisch dorsiventral, das Xylem liegt nach oben zu, das Phloem nach unten zu. Zunächst werden im Holzteil Spiral- und Tüpfelgefäß erzeugt, später nur noch Tracheiden. Nach den Untersuchungen von Meissner behält das Cambium mehrere Jahre hindurch die Fähigkeit zur Erzeugung neuer Elemente, besonders im Phloem. An das Gefäßbündel schließt sich ein Transfusionsgewebe, bei den meisten Gattungen nur nach rechts und links sich erstreckend, bei *Pinus* und *Picea* aber das ganze Bündel rings umgebend. Die Tracheiden-ähnlichen Zellen des Transfusionsgewebes sind mit behöfteten Poren versehen und besitzen gerade oder nur wenig schieffstehende Querwände; dazwischen liegt stärkeführendes Parenchym. Die Bedeutung des Transfusionsgewebes liegt in der Wasserspeicherung (vgl. bei den Cycadeen). Nach außen

wird das Gefäßbündel abgegrenzt durch eine Strangscheide (Endodermis), die aus verholzten oder auch besonders an den Radialwänden verkorkten Zellen mit einfachen Tüpfeln besteht.

2. *S t a m m a.* *A l l g e m e i n e s.* Der Querschnitt durch den Stamm oder älteren Ast einer Pinacee zeigt ein kleines Mark, einen geschlossenen, dicken, von einem persistierenden Cambiumring aufgebauten Holzkörper und eine verhältnismäßig dünne Rinde. Damit ist ein erheblicher Gegensatz zu den Cycadeen gegeben. Die in einen Ring gestellten Gefäßbündel des jungen Zweiges sind kollateral und endarch, die Spuren mesarcher Struktur (vgl. Cycadeen) sind verschwunden. Das Protoxylem, aus den primären, zuerst gebildeten Holzelementen zusammengesetzt, liegt also an der Grenze des Markes, an der Innenseite des Zuwachses des ersten Jahres. Es besteht aus Tracheiden, die an ihrer Innenseite durch Spiralbänder in  $\pm$  steilen Windungen verdickt sind; die jüngeren dieser Elemente zeigen auch Übergänge zu leiterförmiger Struktur, indem die Spiralen eng sind und sich an verschiedenen Stellen vereinigen; dann erfolgt der Übergang zur Bildung von Hoftüpfeln. Dieser geschieht bei den lebenden Coniferen plötzlich im Gegensatz zu den in dieser Beziehung primitiveren Cordaitaceen. Stets sind beim Austritt der Blattspuren Unterbrechungen im Bündelzylinder (»foliar gaps«) vorhanden; damit stehen die Pinaceen, wie die Coniferen überhaupt, im Gegensatz zu den Lycopodiäl, und Autoren, die auf die anatomischen Beziehungen besonderen Wert legen, bestreiten aus diesem Grunde die Möglichkeit einer Ableitung der Coniferen von den Lycopodiäl.

Der Querschnitt zeigt eine schon mit bloßem Auge kenntliche Zonenbildung des Holzkörpers, die Jahresringe. Die im Frühjahr gebildeten Holzzellen (Frühholz, Frühjahrsholz) sind dünnwandiger und von größerem radialen Durchmesser als die später im Jahr gebildeten (Sommerholz und Herbstholtz, Spätholz); indem sich nun nach der Ruheperiode wieder Frühholz an das Spätholz ansetzt, tritt die dem Jahreszuwachs entsprechende Zonenbildung deutlich hervor. Der Übergang vom Frühholz zum Herbstholtz kann allmählich oder ziemlich plötzlich erfolgen. Ferner ist zu unterscheiden zwischen dem älteren, nicht mehr leitenden, schwereren Kernholz und dem schmäleren, jüngeren, also dem Cambiumring anliegenden wasserreicherem Splint. Häufig ist das Kernholz schon äußerlich durch dunklere Färbung kenntlich, z. B. ist bei der Lärche der Splint gelblich, das Kernholz rötlichbraun bis dunkelkarminrot. Doch ist das nicht immer der Fall. Entscheidend ist, daß das Kernholz nur noch tote Zellen enthält; an seiner Grenze sterben also die Markstrahlzellen unter Veränderung des Zellinhaltes ab, indem kein Stärkeinhalt mehr vorhanden ist, sondern nur noch Harz. Bei der Fichte z. B. ist keine sichere äußere Unterscheidung gegeben, die Farbe ist dieselbe, so daß die Fichte als »Splintbaum« bezeichnet wird; in der Tat aber unterscheidet sich das Kernholz durch seine Trockenheit und die  $\pm$  starke Durchtränkung mit Harz vom Splint; es enthält ferner nur tote Markstrahlelemente. *S t r a s b u r g e r* hat für eine Reihe von Arten untersucht, wie lange die Markstrahlzellen sich lebend erhalten. Die Dauer kann bei derselben Baumart und auch bei demselben Individuum nach den Teilen des Stammes und den äußeren Bedingungen verschieden sein. Auf dem gleichen Querschnitt finden sich lebende Markstrahlzellen

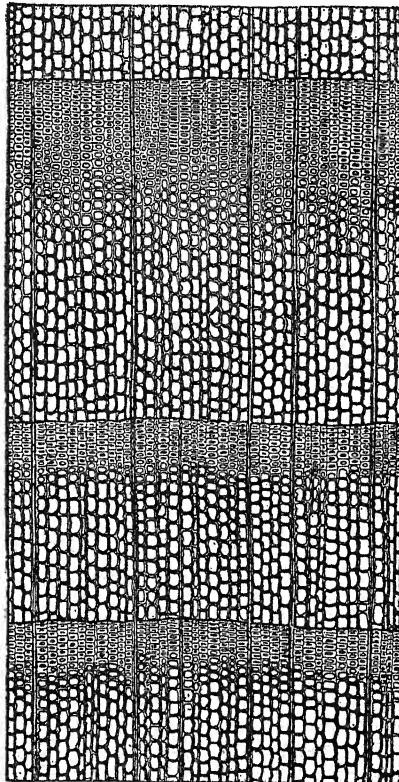


Fig. 153. Querschnitt durch das Holz der Tanne mit 3 Jahresgrenzen. (Nach Hempl und Wilhelm; Prantl-Pax, Lehrbuch.)

Häufig ist das Kernholz schon äußerlich durch dunklere Färbung kenntlich, z. B. ist bei der Lärche der Splint gelblich, das Kernholz rötlichbraun bis dunkelkarminrot. Doch ist das nicht immer der Fall. Entscheidend ist, daß das Kernholz nur noch tote Zellen enthält; an seiner Grenze sterben also die Markstrahlzellen unter Veränderung des Zellinhaltes ab, indem kein Stärkeinhalt mehr vorhanden ist, sondern nur noch Harz. Bei der Fichte z. B. ist keine sichere äußere Unterscheidung gegeben, die Farbe ist dieselbe, so daß die Fichte als »Splintbaum« bezeichnet wird; in der Tat aber unterscheidet sich das Kernholz durch seine Trockenheit und die  $\pm$  starke Durchtränkung mit Harz vom Splint; es enthält ferner nur tote Markstrahlelemente. *S t r a s b u r g e r* hat für eine Reihe von Arten untersucht, wie lange die Markstrahlzellen sich lebend erhalten. Die Dauer kann bei derselben Baumart und auch bei demselben Individuum nach den Teilen des Stammes und den äußeren Bedingungen verschieden sein. Auf dem gleichen Querschnitt finden sich lebende Markstrahlzellen

immer bis zum gleichen Jahresring; da die Jahresringe auch am selben Querschnitt recht verschiedene Dicke haben können, kann auch der Splint verschieden dick sein. Bei einer 60-jährigen Fichte z. B. von 37 cm Durchmesser mit exzentrischer Jahresringbildung waren in den Markstrahlen bis zum 24. Jahresring vom Cambium ab lebende Zellen vorhanden, vom 12. Jahresring ab allmählich in geringerer Zahl; die Entfernung vom Cambium bis zum 12. Jahresring betrug auf der geförderten Seite 3,5 cm, von da ab bis zum 24. Jahresring 5,5 cm, von da bis zum Mark 12,5 cm; auf der schmaleren Seite waren die entsprechenden Zahlen 1,6 cm, 3,6 cm, 6,3 cm. Bei *Pinus silvestris* und *Abies alba* wurden lebende Elemente bis ca. zum 30. Jahresring vom Cambium ab gefunden, bei der Lärche bis zum 14.–20. Jahresring. Der Splint bei der Lärche ist nur 1,2–3,6 cm dick, der Übergang zum dunkleren Kernholz erfolgt sehr rasch.

Das sekundäre Holz ist wesentlich aus Hoftüpfeltracheiden aufgebaut, Gefäße kommen nicht vor; in radialer Richtung wird das Holz von schmalen (meist im Querschnitt einreihigen) Markstrahlen durchzogen;

ferner kommen harzführende Parenchymzellen oder Harzgänge mit Epithel von Parenchymzellen vor.

Die Entstehung der sekundären Elemente aus dem Cambium geht nach

*S a n i o* folgendermaßen vor sich: Jede Rinden- und Holzzellenreihe hat nur eine Mutterzelle im Cambium, durch deren Teilung nach außen Rinden-, nach innen Holzelemente gebildet werden. Von den beiden durch tangentiale Teilung der Cambiummutterzelle entstandenen Tochterzellen

verbleibt entweder die obere als Cambiummutterzelle, während die untere, sich noch einmal tangential teilend, als Zwilling

zum Holze übertritt, oder es verbleibt von den beiden durch Teilung der Cambiummutterzelle

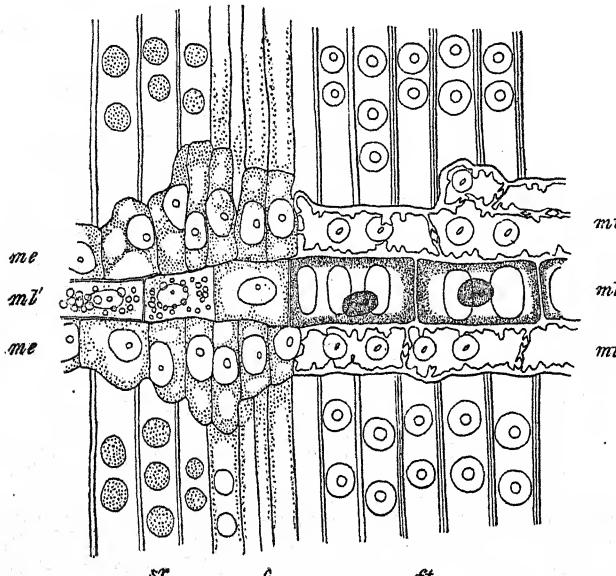


Fig. 154. Radialer Längsschnitt durch einen Zweig von *Pinus pumilio*. c Cambium, sr Siebröhren, me eiweißreiche Zellen des Rindenmarkstrahles, mt Tracheiden des Holzmarkstrahles, ml—ml parenchymatische Zellreihe des Markstrahles. (Nach Haberlandt.)

zum Holze übertritt, oder es verbleibt von den beiden durch Teilung der Cambiummutterzelle entstandenen Tochterzellen die untere als Cambiummutterzelle, während sich die obere noch einmal teilt und als Zwilling zur Rinde übertritt. Gelegentlich kann sich auch die eine der beiden Tochterzellen, die als Zwillinge zum Holz oder zur Rinde übertraten, nochmals teilen.

b) M a r k. Das verhältnismäßig kleine Mark stirbt bald ab. Es ist entweder rein parenchymatisch (z. B. *Larix*), oder es finden sich in ihm sklerenchymatisch verdickte Elemente. Diese Sklereiden sind bei *Pseudotsuga* einzeln zerstreut, bei *Abies*, *Keteleeria* und *Picea* weisen sie eine besondere Anordnung auf, indem sie auf Längsschnitten quer verlaufende Bänder bilden, die mit unverdicktem Parenchym abwechseln.

c) Die T r a c h e i d e n. An jungen Holzzellen ist zunächst die Zwischenzellsubstanz (Interzellulärsubstanz) oder Mittellamelle und eine innere Membran zu unterscheiden; beide bilden zusammen die primäre Membran; die Zwischenzellsubstanz verschwindet später vollständig bis auf die Stellen, wo 3–4 Zellen mit den Kanten zusammenstoßen und sie als Zwickel in diesen Ecken erhalten bleibt; dann lässt die primäre Membran keine Schichtung (= Zwischenzellsubstanz + innere Membran) erkennen, sondern ist eine homogene Scheidewand zwischen benachbarten Zellen. Diese primäre Membran wird auch öfters als Mittellamelle bezeichnet. An die primäre Membran lagert sich nach innen zu die sekundäre Membran an, die am dicksten ist. Sie ist eine Neubildung und entsteht

nicht etwa durch Abgrenzung einer Schicht der sich verdickenden primären Membran, von der sie sich scharf absetzt. Als innerste Schicht läßt sich dann an der fertigen Tracheide eine dünne tertiäre Membran unterscheiden. Gelegentlich werden auch noch weitere Schichten angesetzt. Die sekundäre und tertiäre Membran ist verholzt.

Die Tracheiden sind in der Längsrichtung des Stammes bedeutend gestreckt, an beiden Enden zugeschärt; ihre Länge schwankt an verschiedenen Teilen des Stammes und in den Jahresringen etwa von 0,8 bis über 4 mm. Auf dem Querschnitt sind sie im Frühholz verhältnismäßig weitlumig, polygonal mit ungefähr gleichen Seiten, im Herbstholz abgeplattet, niedriger, dickwandig. Bei *Pseudotsuga* sind die Tracheiden ausgezeichnet durch schraubig verlaufende Verdickungsleisten der Innenwand wie bei *Taxus* und *Torreya*; doch sind diese nicht immer gut entwickelt. Bei anderen Gattungen tritt die Spiralverdickung nur in bestimmten Zonen oder bei einzelnen Arten auf; so findet sie sich bei *Larix* im Herbstholz, bei *Picea* im Spätholz der ersten Jahresringe (bei *P. sitchensis* auch noch später), ferner andeutungsweise bei einigen *Pinus*-Arten.

Charakteristisch für die Tracheiden sind die großen Hoftüpfel, die durchschnittlich in einer Reihe locker, ohne sich zu berühren, angeordnet sind und sich vorzugsweise an den Radialwänden finden, im Spätholz auch oft an den Tangentialwänden (sie fehlen dort bei den höher entwickelten Sektionen von *Pinus*). Zweireihigkeit der Hoftüpfel ist aber als gelegentliches Vorkommen bei einer größeren Anzahl von Arten aus verschiedenen Gattungen nicht allzu selten, Dreireihigkeit wie bei den Araucariaceen kommt nicht vor, auch stehen bei Mehrreihigkeit die Tüpfel im Gegensatz zu den Araucariaceen opponiert in gleicher Höhe. Als Tüpfel im allgemeinen werden Lücken in der nach innen vorspringenden Wandverdickung von Zellen bezeichnet. Bei den Hoftüpfeln (behöfteten Poren) der Tracheiden wölbt sich die Wandverdickung über das unverdickte Membranstück vor, eine Art Kuppel bildend, die am Gipfel vom Porus durchbohrt ist. Der Umriß des unverdickten Membranstückes, der Schließhaut, die der primären Membran zwischen zwei Tracheiden angehört, wird als Tüpfelhof bezeichnet. Häufig, wie im Frühholz der Kiefer, sind sowohl Tüpfelhof wie Porus kreisförmig, der Tüpfelraum ist dann halbllinsenförmig. Gewöhnlich ist nun der Hoftüpfel nach beiden Tracheiden hin gleichmäßig ausgebildet, so daß ein bikonvexer (linsenförmiger) Doppelraum entsteht, der von der Schließhaut geteilt ist. In der Aufsicht, beim radialen Längsschnitt, gewährt der ganze Hoftüpfel dann, da die beiden Poren übereinanderfallen, das Bild zweier konzentrischer Kreise. Zu beachten ist, daß nur der kleinere Kreis, die Mündung des Porus, einer wirklichen Öffnung entspricht, der größere Kreis gibt den Umriß der Schließhaut wieder. Einseitig sind die Tüpfel dort, wo eine Tracheide an eine Markstrahlzelle stößt, da diese keine Hoftüpfel ausbildet (vgl. darüber den Abschnitt über Markstrahlen). In der Form der Hoftüpfel sind beim Frühholz und Spätholz beträchtliche Unterschiede vorhanden. Im Frühholz ist die Wandung des Tüpfelraumes dünn, so daß kein eigentlicher Tüpfelkanal entsteht, sondern nur ein von der am Rande zugeschräten Membran umgrenztes Loch. Im Herbstholz ist dagegen die Wandung dick, so daß sich ein längerer enger Kanal zwischen Tüpfelraum und dem Tracheiden-Lumen bildet. Der ganze Hoftüpfel wird kleiner, auch die Form des Porus verändert sich oft. Bei *Pinus silvestris* z. B. wird die Ausmündung allmählich elliptisch bis spaltenförmig, in der Aufsicht des Hoftüpfels erscheinen dann statt des inneren Kreises zwei sich kreuzende Spalten. Im Frühholz der Kiefer hat nach Kny der Hof einen Durchmesser bis 0,027 mm, der Porus bis 0,007 mm.

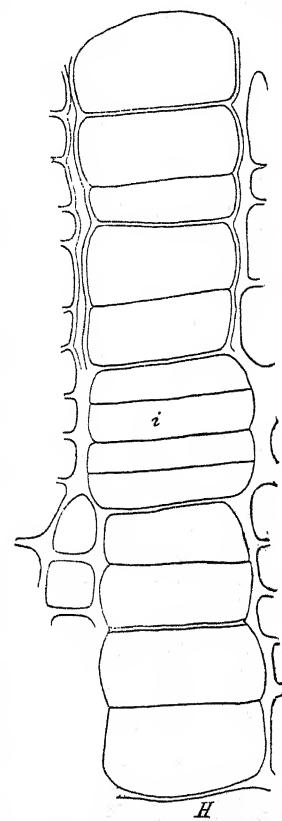


Fig. 155. Querschnitt durch eine Radialreihe der Cambiumzone von *Pinus silvestris* L. i Vermutliche Cambiuminitiale. H Holzzelle. Vergr. 650/1. (Nach Sano; Haberlandt, Phys. Pflanzenanat.)

Die Schließhaut weist in ihrer Mitte eine Verdickung auf, die als Torus bezeichnet wird; der den Torus umgebende zarte Rand der Schließhaut (Margo) ist deutlich radial gestreift. Im Tüpfel des Frühholzes ist der Torus plattenförmig, im Längsschnitt von stabförmiger Gestalt, im Tüpfel des Spätholzes zeigt der Längsschnitt eine Linsenform. Im Herbsttüpfel ist ferner die Schließhaut straff gespannt, während sie im Frühlingtüpfel beweglich ist und sich der einen oder anderen Wand des Tüpfelraumes anlegen kann, wobei der Torus die Mündung des Porus verschließt. Bei lufttrockenem Holz kann die Schließhaut sich so eng anschmiegen, daß sie schwer wahrnehmbar ist; es ist daher öfters die unzutreffende Ansicht geäußert worden, daß die Schließhaut resorbiert werden kann und eine offene Verbindung zwischen den Tracheiden besteht. Im frischen Splintholz liegt die Schließhaut der Wand immer nur locker an.

Die Tracheiden enthalten Wasser oder abwechselnd Luftblasen in verschiedenem Verhältnis, je nach den Tages- und Jahreszeiten. Die Hoftüpfel stellen eine Einrichtung dar, durch die die Stoffleitung erleichtert wird, ohne daß die Festigkeit der Wand wesentlich beeinträchtigt wird. Infolge der Beweglichkeit der Schließhaut sind sie auch eine Art Klappenventil, indem der Torus die Porenöffnung verschließen kann, wodurch die Fil-

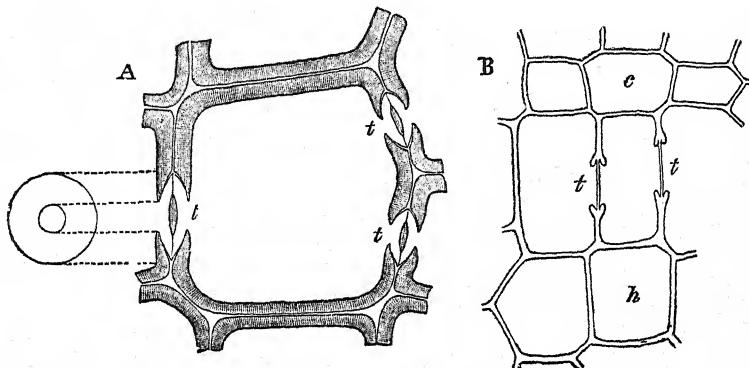


Fig. 156. Hoftüpfel der Kiefer. A Tracheide im Querschnitt mit 3 Tüpfeln *t*; die Kreise links deuten das Aussehen des Hoftüpfels von der Fläche an. B Jüngeres Stadium, *c* Cambium, *h* Holzzellen. (Nach Frank; Prantl-Pax, Lehrbuch.)

trationsfähigkeit herabgesetzt wird. Für die Bewegung sind Druckunterschiede in den Zellen maßgebend; der Torus wird nach der Seite der stärkeren Luftverdünnung angesaugt.

Eine besondere Erwähnung verdienen noch die sogenannten Sanioschen Streifen (Sanio's Rims nach Groom und Rushton l. c.), auf die zuerst Sanio bei der Kiefer aufmerksam machte. Es sind dies ± hervortretende Querstreifen oder Querleistchen auf den Tracheiden-Wandungen, die oberhalb und unterhalb der einzelnen oder auch von je zwei Hoftüpfeln auftreten. Nach Sanio zeigen sie die Grenzen des Primordialtüpfels an, das heißt des Tüpfelfeldes der jungen Wand, auf dem sich später 1–2 Hoftüpfel ausbilden; die Umrisse dieses Primordialtüpfels sind verdickt. Da das ursprüngliche Feld nicht völlig von dem späteren Hoftüpfel oder den zwei Hoftüpfeln ausgefüllt wird, so bleibt der Rand oben und unten übrig; sind zwei Felder im Kontakt, so bilden die Streifen ein gemeinsames Querband. Die Verdickung des Randes des Primordialtüpfels geschieht, wie Färbungen (mit Rutheniumrot usw.) zeigen, nicht durch verholzte Wandsubstanz, sondern durch pektinhaltige Substanz, bis dann bei weiterer Verdickung der Wand ein Stadium erreicht wird, bei dem Holzsubstanz auch über dem verdickten Rand des Primordialtüpfels abgelagert wird. Die Sanioschen Streifen sind also Verdickungen der primären Membran. Sie treten besonders als Querstreifen an den Radialwänden hervor, doch sind auch gelegentlich gebogene longitudinale Streifen (die Seitenwände des Primordialtüpfels) zu erkennen. Kleeberg deutete sie als stellenweise unterbrochene, zarte schraubenförmige Verdickung der Wand. Sie kommen in allen Gruppen der Coniferen mit Ausnahme der Araucariaceen vor. Auf die Sanioschen Streifen ist auch öfters fälschlich die Bezeichnung Saniosche Balken (Bars of Sanio) angewandt worden (vgl. z. B.

E. G e r r y l. c.), bei denen es sich um freie Querversteifungen durch Zellulose-Stäbchen in den Zellen handelt. Der Name stammt von C. M ü l l e r (l. c. 1890), der diese gleichfalls von S a n i o beobachteten Strukturen genauer untersuchte.

Es finden sich häufig und wohl in allen Gruppen der Coniferen im weiteren Sinne (auch bei Taxaceen, Araucariaceen, Podocarpaceen usw.) radial gerichtete Stäbchen meist von rundlichem Querschnitt, die die Zelle frei durchqueren, nach Art von Leitersporen von einer Wand zur anderen ausgespannt. Im typischen Falle schließen sich diese »Balken« in der radial gerichteten, genetisch als Abkömmlinge einer und derselben Cambiumzelle aufzufassenden Reihe von Tracheiden gerade aneinander an, oft über eine größere Strecke hinweg. Meist durchsetzen sie das Lumen der Zelle in deren Mitte, können aber auch nahe einer Wand liegen. Es kommt auch vor, daß zwei Balken nebeneinander liegen oder daß mehrere Balkenreihen übereinander in einer Tracheidenlage liegen. Die Balken sind mit schwach erweiterten Enden den Tangentialwänden der Zelle angeheftet. Nicht selten gehen sie von rundlicher Querschnittsform zu plattenförmiger Erweiterung über. Sie zeigen dieselben Reaktionen wie die Tracheidenwandungen, sind also verholzt. C. M ü l l e r führt die Balkenbildung auf Membranfaltung in den Cambiumzellen zurück; Resorptionsvorgänge beseitigen die Falte teilweise, so daß diese in die Balkenform übergeht.

Nichts zu tun mit den S a n i o schen Balken haben ferner die Querversteifungen, die P. S c h u l z (l. c. 214—215) für gewisse *Pinus*-Arten beschreibt und auf die auch C. M ü l l e r im Zusammenhang mit den Balken hinweist; diese kommen in Form eines doppelten T bei den an die Markstrahlen angrenzenden Tracheiden vor; sie sind offenbar nichts anderes als Harzausscheidungen in dieser Form wie bei den Araucarien (vgl. dort, ferner R e c o r d , in Bot. Gaz. LXVI [1918] 63).

d) Die Markstrahlen. Die Markstrahlen verlaufen in radialer Richtung durch den Holzkörper; sie sind meist nur eine Zellreihe breit, werden aber mehrschichtig, wenn Harzgänge in ihnen vorkommen; auf dem Querschnitt stellen sie sich also als einfache radiale Zellreihen zwischen den Tracheiden dar; ihre Höhe ist bei den Gattungen wechselnd. Sie dienen der horizontalen Leitung und Speicherung und enthalten im Splintholz stets lebende Parenchymzellen. Die primären Markstrahlen an jungen Zweigen laufen vom Mark bis zur primären Rinde durch; später werden vom Cambium sekundäre Markstrahlen gebildet. Selten sind die Markstrahlen nur aus lebenden, einfach getüpfelten, horizontal in der Richtung vom Mark zur Rinde ± gestreckten Parenchymzellen in ihrer ganzen Höhe zusammengesetzt, meist finden sich am oberen und unteren Rande sogenannte Quertracheiden oder Markstrahltracheiden, die in ihrer Form nicht wesentlich von den Parenchymzellen abweichen, aber keine plastischen Substanzen enthalten und Hoftüpfel besitzen. Die Parenchymzellen führen im Sommer Stärke, die sich fortschreitend von der Rinde nach dem Innern zu in Öl umwandelt. Sehen wir zunächst von den Quertracheiden ab, so ist festzuhalten, daß die Markstrahlzellen keine Hoftüpfel besitzen, wenn also der Tüpfel der Seitenwand der Markstrahlzelle mit dem der angrenzenden Tracheide, wie es regelmäßig der Fall ist, in Verbindung steht, so ist die Hofbildung nur einseitig nach der Tracheide zu. Die Hoftüpfel, die von einer Tracheide zu einer Markstrahlzelle führen, dabei also nur der ersteren angehören, werden von G o t h a n als Markstrahltüpfel bezeichnet; besser als dieser vielleicht irreführende Ausdruck ist die Bezeichnung Kreuzungsfeldtüpfel, da diese Tüpfel stets auf dem gemeinsamen Wandungsfeld sichtbar werden, wo sich eine Tracheide und eine Markstrahlzelle kreuzen. Abgesehen von *Pinus*-Arten sind bei den Pinaceen-Gattungen sowohl die horizontalen wie die vertikalen Wände der Markstrahlzellen ziemlich dick, stark einfach getüpfelt, die Tüpfel sind in der Aufsicht kreisrund; wo die Markstrahlzellwände an Tracheidenwände anstoßen, entsprechen ihnen an den Tracheiden kleine Hoftüpfel oder fast hoflose Tüpfel. Auch unter den *Pinus*-Arten gibt es einzelne (z. B. *P. Bungeana* usw.) von demselben Typus: die dickwandigen Parenchymzellen des Markstrahles zeigen einige kleine Tüpfel (meist vier im Kreuzungsfeld) mit rundem Rande, denen nach der Tracheide zu Tüpfel mit spaltenförmiger Mündung entsprechen. Von hier aus geht der Fortschritt zu großen Einzeltüpfeln, wie sie sich am ausgeprägtesten bei der europäischen *P. silvestris* und den amerikanischen *P. resinosa* finden. Die Parenchymzelle des Markstrahles wird dünnwandig, und die Tüpfel der Tracheide werden größer, von unregelmäßigem Umriß. Bei *P. silvestris* ist die Tracheide gegen die dünnwandige Parenchymzelle mit einem großen, die Höhe der Markstrahlzelle

wie die Breite der Tracheide einnehmenden Tüpfel versehen, der im Frühholz nur schwach und im Spätholz breit gehöft erscheint. Diese großen Tüpfel werden als Eiporen bezeichnet.

Hervorzuheben ist, daß seitlich zwischen den Markstrahlzellen und auch zwischen den Markstrahlzellen und den angrenzenden Holzelementen Interzellulargänge ausgebildet sind, die eine Durchlüftung des lebenden Gewebes ermöglichen.

Die Quertracheiden, die, wie erwähnt, den Parenchymzellen in ihrer Form gleichen, haben Hoftüpfel an allen Wänden; diese sind aber kleiner als die Hoftüpfel der angrenzenden Tracheiden des Holzes (Fig. 154). Unter den Pinaceen fehlen die Quertracheiden nur bei *Pseudolarix* und fast immer bei *Abies*; die Markstrahlen sind bei *Abies* meist hoch (bis zu 40 Zellreihen) und bestehen fast immer nur aus Parenchym. Penhallo w beobachtete Quertracheiden gelegentlich bei *A. balsamea*, wo sie Thompson nicht auffand. Dagegen fand sie der letztere Forscher bei *A. Veitchii* und bei *A. homolepis*, und zwar bei letzterer Art öfters in einer Zellreihe mit Parenchymzellen. Außerdem treten sie bei *Abies*-Arten auch gelegentlich nach Verwundung auf, ebenso wie es mit den Harzkanälen der Fall ist (so nach Thompson bei *A. concolor*; vgl. bei den Ausführungen über die Harzkanäle). Bei den anderen Gattungen können sie nur in den ersten Jahresringen fehlen. Nach Strasburger entstehen sie erst in einiger Entfernung vom Mark; bei *Pinus silvestris* und *Larix decidua* werden sie bereits im ersten Jahresring gebildet, bei *Picea excelsa* im zweiten Jahresring, bei *Pseudotsuga taxifolia* erst im vierten bis fünften Jahresring und noch später bei *Cedrus*. Gewöhnlich nehmen die Quertracheiden den oberen und unteren Rand des Markstrahles, und zwar in durchlaufenden Reihen ein, doch können sie auch mit Parenchymzellen in inneren Reihen abwechseln; meist ist oben und unten nur eine Reihe vorhanden, bei *Larix* aber z. B. liegen sie oft zu 2—3 übereinander. Überhaupt ist ihre Menge auch bei derselben Art wechselnd. Bei den Gattungen *Cedrus*, *Tsuga*, *Larix* und bei *Pinus* Unterg. *Haploxyylon* haben die Quertracheiden glatte Wände, bei *Picea* und *Pseudotsuga* finden sich schraubige Verdickungen, und bei *Pinus* Unterg. *Diploxyylon* sind die Wände mit zackigen Vorsprüngen von sehr charakteristischer Form versehen (vgl. Fig. 154); diese können sich vergrößern und besonders im Herbstholt zu netzförmigen Bildungen werden.

Penhallo sprach die Ansicht aus, daß die Quertracheiden als sekundäre Strukturen durch Umwandlung aus den Parenchymzellen hervorgehen, daß also ihr reichliches Vorkommen und ihre besondere Ausbildung Anzeichen einer höheren Entwicklung sind. In dieser Beziehung wären also die Sektionen der Untergattung *Diploxyylon* von *Pinus* am weitesten fortgeschritten. Dem widersprechen Jeffrey und Thompson (vgl. auch unter Phylogenie). Nach letzterer Forscher, der besonders *P. resinosa* und *P. strobus* untersuchte, nimmt die Quertracheide aus dem Tracheidengewebe des Holzes ihren Ursprung. Er fand besonders in den Wurzeln Übergangsgebilde zwischen kurzen Tracheiden und Markstrahltracheiden. In der Nähe des Markes treten vertikale Tracheiden von eigenartiger Form auf, die zwei Markstrahlen vertikal verbinden; sie besitzen armartige Fortsätze, mit denen sie untereinander in Connex stehen; in der Richtung nach dem Cambium zu folgen dann Übergangsformen zu normalen horizontal gestreckten Quertracheiden und dann diese selbst. Beim Stamm ist die Übergangsregion stark abgekürzt, doch finden sich auch gelegentlich Formen, die zwischen Tracheiden und Markstrahltracheiden stehen. Eine Andeutung der früheren Längsstreckung ist öfters auch noch bei späteren Quertracheiden vorhanden, indem sie kurze stumpfe Fortsätze in der Längsrichtung ausbilden.

e. Holzparenchym und Harzgänge. Das Holzparenchym des Stammes steht gewöhnlich mit der Harzbildung im Zusammenhang. Entweder sind schizogene Harzkanäle vorhanden, deren Höhlung von Parenchym ausgekleidet ist (*Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*) oder Harzkanäle fehlen normal (*Abies*, *Cedrus*, *Tsuga*, *Pseudolarix*; über ihr Auftreten an einzelnen Stellen und nach Verwundungen vgl. weiter unten). Dann finden sich, ebenso wie bei den Podocarpaceen und Cupressaceen, einzelne harzführende Parenchymzellen, die gerade Querwände und einfache Tüpfel besitzen. Bei *Abies* sind sie wenig zahlreich, mit reduziertem Inhalt und auf Querschnitten schwer kenntlich; sie sind wohl überhaupt nicht bei allen Arten vorhanden. Bei *Cedrus*, *Tsuga*, *Pseudolarix* treten Parenchymzellen abwechselnd mit Tracheiden im Spätholz der Jahresringe auf. Von den Gattungen mit Harzgängen fehlen bei *Pinus* Holzparenchymzellen, abgesehen von der Umgebung der Harzgänge gänzlich; für *Picea* wird meist die gleiche Angabe gemacht,

nach B a i l e y kommt aber Holzparenchym bei vielen untersuchten Arten ohne Zusammenhang mit Harzgängen in unregelmäßiger Entwicklung an der Außengrenze des Spätholzes vor; für *Larix* und *Pseudotsuga* ist schwache Entwicklung von Parenchym an denselben Stellen schon länger bekannt.

Bei den Gattungen mit Harzgängen ist zu unterscheiden zwischen *Pinus*, bei der die den Harzgang auskleidenden Epithelzellen dünnwandig sind, und *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*, bei denen die Epithelzellen dickwandig sind und verholzen. Die schönste und reichlichste Entwicklung der Harzgänge zeigt *Pinus*. Nach H. v o n M o h l besitzt auf gleicher Flächeneinheit das Stammholz von *Pinus nigricans* 190, das von *Larix decidua* 128, das von *Pinus silvestris* 124, das von *Picea excelsa* 78 Harzkanäle. Die Harzkanäle, die von unbestimmter Länge sind, sind stets schizogen; sie entstehen durch Auseinanderweichen der sie zunächst umgebenden, sezernierenden Zellen. Bei *Pinus* umgeben den oft großen kontinuierlich gleichweiten Harzgang zunächst dünnwandige Epithelzellen, die unter sich eng zusammenschließen und nur wenig länger als breit sind; dann folgen  $\pm$  zahlreiche dünnwandige Zellen, die Luftpünken zwischen sich lassen und besonders nach außen zu viel länger als breit werden. K n y weist für *Pinus silvestris* darauf hin, daß der Übergang von den Tracheiden zum Parenchym nicht unvermittelt ist. Die kurzen Tracheiden in der Nähe des Parenchyms können durch Querteilung einer langen Mutterzelle entstehen, und es kommt vor, daß einige der zu einer Längsreihe zusammengehörigen Zellen zu solch eigenartigen Tracheiden, andere zu zartwandigen Parenchymzellen ausgebildet sind. Solche »Parenchymtracheiden« von *Pinus* zeigen Hoftüpfel auch auf den Tangential- und Querwänden. Sie kommen auch bei *Larix* vor. Neben den im Holz längsverlaufenden Harzgängen finden sich auch horizontal verlaufende, mit den ersteren in Verbindung stehende Gänge in den Markstrahlen, die dann mehrschichtig werden.

Das Vorkommen von einzelnen Harzzellen und von Harzkanälen bei den verschiedenen Gattungen der Pinaceen führt naturgemäß zu der von P e n h a l l o w vertretenen Ansicht, nach der in der Bildung von Harzkanälen sich ein phylogenetischer Fortschritt ausdrückt. Das primäre sind isolierte Harzzellen von Holzparenchym-Natur, die dann eine Tendenz zur Zusammenlagerung zeigen und so umschriebene Aggregate bilden können. Mit solchen Aggregaten vereinigen sich Parenchymtracheiden, um eine vollständigere Ernährung der Sekretzellen zu gewährleisten. Sind die Sekretzellen stark angehäuft, so entwickeln sich schizogen interzellulare Räume. Diese sind entweder, wie es bei *Abies* vorkommt, zentrale, geschlossene Cysten oder bei weiterem Fortschritt eigentliche Harzkanäle, zentrale Kanäle von unbestimmter Länge. Ist die Harzbildung nicht sehr stark, so genügen zur Ablagerung des Sekretes einzelne Harzzellen, bei sehr starker Harzbildung werden besondere Reservoira nötig; die Entwicklung von Harzgängen steht also in direktem Zusammenhang mit der Fähigkeit der Arten, Harz zu erzeugen. Sind Harzgänge im Markstrahl vorhanden, so kommen sie stets auch im Holz vor. Wesentlich anders stellt sich J e f f r e y den Gang der phylogenetischen Entwicklung bei den Pinaceen-Gattungen vor. Nach ihm sind die Harzgänge das primäre, sie sind bei den Gattungen, denen sie fehlen, reduziert und kommen normal nur noch an Teilen des Pflanzenkörpers vor, die im allgemeinen anzeigende Charaktere stärker bewahren, oder sie treten nach Verwundungen auf. So fand J e f f r e y Harzkanäle im Holz der Zapfen-Achse von *Abies magnifica* und *A. Apollinis*, ferner von *Pseudolarix*, dann auch bei *A. magnifica* (ebenso wie bei *Sequoia gigantea*) im ersten Jahresring kräftiger Zweige erwachsener Bäume, ferner regelmäßig im primären Holz des ersten Jahresringes der Wurzel. Das sind normale Harzgänge. Anomal werden Harzgänge in  $\pm$  großer Menge bei allen sonst harzganglosen Gattungen gebildet infolge von Verwundung des Cambiums, die durch Tätigkeit parasitärer Pilze oder durch mechanische Verletzung eintreten kann. Diese pathologischen Kanäle verursachen den Harzfluß, den neben anderen Autoren auch T s c h i r e c h eingehend studiert hat. Er ist keine Eigentümlichkeit der Gattungen ohne Harzkanäle, sondern kommt auch bei Fichte, Lärche und Kiefer vor; hier erfolgt zunächst ein geringer Harzfluß aus den normalen Sekretbehältern (die bei *Abies* fehlen), dann kommt es zu einem sekundären Harzfluß, dessen Sekret nur aus den Kanälen des nach der Verwundung gebildeten Neuholzes stammt, die infolge des Wundreizes dort in großer Zahl entstehen. Das infolge der Verwundung gebildete Holzgewebe ist abnorm, ein »Tracheidal-Parenchym« aus  $\pm$  isodiametrischen bald verholzenden Zellen mit einfachen Tüpfeln. Mit der Entfernung von der Wunde gehen diese Zellen durch alle Zwischen-

stufen wieder in normale Tracheiden über. Die pathologischen Harzkanäle, die sich hier schizogenen bilden und lysigen erweitern, liegen (auf dem Querschnittsbilde betrachtet) in Gruppen oder Tangentialreihen dicht aneinander; sie sind durch seitliche Anastomosen miteinander verbunden, so daß sie ein reichverzweigtes anastomosierendes Netz bilden. Da sie mit ihren offenen Enden bis an die Wundfläche reichen, kann ein starker Harzerguß erfolgen, der zur Schließung der Wunde dient. Ist die Wunde geschlossen, so hört auch der Reiz auf; der Cambiumring wird wieder vollständig und bildet normales Gewebe.

Man kann billig bezweifeln, daß mit der Bildung der pathologischen Harzkanäle (die ja nach Tschirch auch bei der Kiefer usw. vorkommen) ein Rückschlag auf eine phylogenetisch primitivere Stufe vorliegt; die von Penhallow vertretene Ansicht, daß ausgehend von einzelnen Harzzellen bei *Pinus* die höchste Stufe der Entwicklung vorliegt, erscheint mehr naturgemäß. Penhallow weist darauf hin, daß neben den Harzgängen nach Verwundung Harzcysten einfacherer Natur (vgl. oben) bei einer Art von *Tsuga* und *Sequoia* und mehreren *Abies*-Arten als konstante Merkmale in regelmäßigen Intervallen vorkommen.

Von lysigener Bildung sind nach Tschirch die Harzgallen im Holz der Abietineen. Sie werden bei Verwundung im Cambium angelegt; es entsteht ein Wundparenchym und dann ein Tracheidalparenchym. Im Inneren der Zellen wird Harz gebildet, das die Zellen schließlich ganz ausfüllt. Dann lösen sich die Zellwände auf und in der Mitte der Harzgalle liegt ein großer Harzklumpen.

Mit Ausnahme der Harzgallen entstehen die Harze, wie wir sahen, in schizogenen Sekretbehältern; eine wichtige Frage ist nun die nach dem Sitz der Sekretbildung. Wo entsteht das Harz und wie kommt es in den Kanal? Sano beobachtete, daß das Harz zuerst im Gange auftritt. Auch Mayr bemerkte, daß er die Interzellulargänge auch bei geringstem Durchmesser nie ohne Harz gesehen hat und daß er dabei in jungen Stadien kein Harz in den Epithelzellen finden konnte; wenn der Gang fertig gebildet ist, treten sichtbare Harze auch in den Kanalzellen auf. Er meint, daß die Zellwandung nur so lange permeabel für Harz ist, als sie im Wachstumsprozeß begriffen ist, daß also eine Ausscheidung von Harz in die Kanäle nur im Jahre der Bildung des Kanals führenden Jahresringes möglich ist; später geben die Harzgangzellen kein Harz mehr ab. Weiterhin beschäftigte sich Tschirch intensiv mit der Frage. Er ging von der Ansicht aus, daß wasserhaltige Zellwände für Harz nicht permeabel sind. Den Sitz der Harzbildung sieht er in der »resinogenen Schicht«, die den Harzbehälter innen auskleidet und von schleimiger Beschaffenheit ist, im Wasser quellbar und mit Alkohol kontrahierbar. Sie ist also ein Schleimbeflag auf den nach dem Kanal zu gerichteten Wänden der umgebenden Zellen. Die Schicht muß als zur Membran gehörig betrachtet werden »und ist vielleicht als die gegen den Interzellularkanal gerichtete verschleimte Membranpartie der Sezernierungszellen anzusehen, der die Fähigkeit zukommt, Balsam zu bilden, die resinogen geworden ist.« Damit ist nicht gesagt, daß das Harz aus der Membran entsteht. Die resinogene Schicht ist vielmehr das Laboratorium der Harzerzeugung. In ihr, nicht aus ihr, wird der Harzbalsam gebildet, und zwar aus den ihr von den sezernierenden Zellen zugeführten resinogenen Substanzen; deren Bildung erfolgt jedenfalls in den sezernierenden Zellen. Gegen diese Theorie hat sich neuerdings eine wohl berechtigte Kritik gerichtet. Nachdem schon Frau Schwabach nachzuweisen versucht hatte, daß das Harz in den Epithelzellen der Coniferen-Nadeln gebildet und von ihnen aus in den Kanal ausgeschieden wird, untersuchten neuerdings wieder E. Hanning die Harzbildung in Coniferen-Nadeln und Annfried Franck die Harzbildung in Holz und Rinde; sie kommen dabei zur Ablehnung der Theorie von Tschirch, dessen Annahme von der Undurchlässigkeit wasserdurchtränkter Membranen für die mit Wasser nicht mischbaren Harze und Fette unrichtig ist. Die wichtigsten Ergebnisse der Studien sind folgende: Eine resinogene Schicht findet sich auch in den jüngsten Stadien der Harzkanäle weder im Holz noch in der Rinde. Das Harz wird in den Zellen gebildet; im Inneren von Epithelzellen treten Tröpfchen auf, die die gleiche chemische Natur wie das Harz in den Gängen besitzen. In allen Fällen sind diese Harztröpfchen schon in den Epithelzellen der jüngsten Harzkanäle vorhanden, im Gegensatz zu den Angaben von Mayr. Im Holz von *Pinus* sind sie sogar schon vor dem Auseinanderweichen der Epithelzellen nachweisbar. Im Stadium der Streckung der Kanäle sind nur wenig Harztropfen in den Zellen vorhanden, später ist in ausgewachsenen Rinden- und Holzgängen ihre Zahl wieder groß. Das zeigt, daß zuerst Harz in den Zellen

gebildet und dann in den Kanal abgegeben wird; später wird wieder Harz angesammelt als Reserve für eine Neufüllung des Kanals bei einer Verwundung. Die Harztröpfchen liegen in den Zellen auf einem Sekretfeld zwischen dem Protoplasten und der Membran; sie sind in lebenden Zellen nicht zu erkennen, solange der Protoplast an die Zellwand angespreßt ist, an plasmolysierten Zellen lassen sie sich mit Sudan auf dem Sekretfeld nachweisen.

3. Rinde. Bei vielen Arten sind die jungen Triebe ± stark behaart, ein Merkmal, das auch von systematischer Bedeutung ist. Die Behaarung kann dicht, bis filzig sein (z. B. *P. cembra*); die Haare sind mehrzellig, mit zugespitzter Endzelle; oft stehen die Haare auch mehr vereinzelt und können ± verdickte Wände aufweisen. Bei *Picea*- und *Pinus*-Arten kommen auch Drüsenhaare mit einzelligem Köpfchen vor. Die Epidermiszellen haben öfters stark verdickte Wände, so sind sie bei *Pinus*-Arten, wie *P. halepensis*, bis fast zum Verschwinden des Lumens verdickt. Vielfach folgt auf die Epidermis ein Hypoderm sklerenchymatischer Zellen, das geschlossen oder unterbrochen sein kann; bei *Abies* fehlt ein solches Hypoderm, bei *Picea* folgen auf die Epidermis 1 bis mehrere Reihen (besonders gruppenweise in den Furchen der Internodien) dickwandiger, langgestreckter Zellen, dann mehrere Reihen dünnwandiger eigenartiger parenchymatischer Hypodermzellen, ehe die eigentliche primäre Rinde beginnt. Die Peridermbildung erfolgt unmittelbar unter der Epidermis, bzw. dem Hypoderm, wenn dieses vorhanden ist. Bei *Pinus* bildet das Periderm nach außen Lagen von großen Steinzellen, die durchaus den Charakter von Hypoderm haben; auch in späteren, tiefer in der Rinde entstehenden Peridermschichten werden die äußeren Lagen zu solchem Steinkork; das gleiche gilt für *Larix*; bei *Picea* werden die Korkschichten teilweise sklerotisch und die Steinzellen sind an vielen Stellen gehäuft; bei *Abies* bleiben die Korkschichten dünnwandig.

Es dauert im allgemeinen lange, bis innere Korkschichten gebildet werden und bis es dann zur Abstoßung von Borkeschuppen kommt. Bei der Fichte und Lärche beginnt die Borkebildung etwa im zwanzigsten Jahr, oft auch so spät bei den *Pinus*-Arten. Besonders auffallend ist die lange Dauer des ersten Periderms bei *Abies*, wo bei 50jährigen Stämmen dieses noch vorhanden sein kann und damit eine glatte, schuppenlose Rinde.

Die Borke wird meist allmählich sehr dick und oft in großen Schuppen abgestoßen (*Pinus*); die Borkebildung greift tief in die Rinde ein, so daß nur eine schmale lebende Rinde übrig bleibt; bei *Pinus laricio* z. B. ist diese nur etwa 3 mm dick und wird von einer mehrere Zentimeter mächtigen, geschichteten Borke bedeckt.

In der primären Rinde kommen bei *Larix* und *Picea* einzelne, bei *Abies* oft zu Gruppen verbundene große Steinzellen vor, die von ganz unregelmäßigem Umriß und vielfach verästelt sind; sie fehlen bei *Pinus*. Kalkoxalat wird in den Parenchymzellen oft in Einzelkristallen ausgeschieden.

Der sekundären Rinde fehlen eigentliche Bastzellen; bei *Larix* und bei einzelnen *Abies*-Arten kommen Steinzellen vor, die etwas gestreckt in der Form sich Bastzellen annähern können. Die Elemente der sekundären Rinde sind deutlich geschichtet, mehrere tangentiale Reihen von Siebröhren wechseln mit einzelnen oder wenigen Reihen von Parenchymzellen ab. Die parenchymatischen Markstrahlen sind einreihig. Vertikale Reihen von Parenchymzellen können zu Kristallschlüuchen werden, in denen meist mehrere Kristalle von derselben Form wie in der primären Rinde vorkommen.

Harzgänge sind meist in größerer Zahl in der primären Rinde vorhanden und entstehen schon im ersten Jahre. Bei der Fichte durchziehen 8—25 Harzgänge den Trieb und treten mit den aus dem Blatt kommenden beiden Harzgängen in Verbindung. Die Harzgänge eines jeden Jahrestriebes enden mit ihm, das ganze Sekretionssystem kommuniziert nicht mit dem des vorigen und nächsten Jahrestriebes. Das gleiche gilt für *Abies*. Bei *Pinus* dagegen setzen sich die Rindengänge auch in die Winterknospe fort, so daß beim Austreiben derselben freie Kommunikation zwischen den Rindengängen des neuen und des vorausgehenden Triebes besteht. Bei *Larix* sind selbständige größere Harzgänge nicht vorhanden, es finden sich nur zwei kurze Kanäle in den Nadelkissen, die eine kurze Strecke abwärts bis zur Insertion der nächsten tieferstehenden Nadel verlaufen.

Bei *Abies*, *Tsuga* und *Pseudotsuga* kommt es oft zur Bildung größerer Harzlücken (Harzbeulen; bei *Abies canadensis* Kanada-Balsam liefernd, bei *A. alba* Straßburger Terpentin). Die Bildung dieser Erweiterungen der normalen Harzgänge setzt damit ein, daß die Epithelzellen Thyllen bilden, die stellenweise den Harzkanal ausfüllen; dadurch wird

das Harz an den anderen Stellen zusammengedrängt, es findet Ausdehnung des Ganges statt, die von starker Teilung der Epithelzellen begleitet wird. Die Bildung der Harzbeulen wird wohl besonders durch die Störungen infolge des Dickenwachstums veranlaßt, sie kann aber auch schon früh einsetzen; es handelt sich um Erweiterung des schizogen entstandenen Ganges, nicht um Auflösung von Zellen (also lysogene Bildung wie gelegentlich im Holz). Früher oder später (sehr spät bei *Abies*) werden die Harzgänge von der Borken abgeschnitten, in der sekundären Rinde findet keine Neubildung statt.

Die Blattspur, die als einfacher Strang durch den Holzring hindurchging, wird meist beim Eintritt in die Rinde doppelt.

4. Wurzel. Auf die morphologische Verschiedenheit der Bereicherungswurzeln (Langwurzeln) und der Ernährungswurzeln (Kurzwurzeln) wurde schon oben hingewiesen. Die charakteristischen Eigentümlichkeiten im anatomischen Bau bei den verschiedenen Gattungen treten nur bei den Langwurzeln klar hervor.

Die junge Wurzel bei den Pinaceen, wie bei den Coniferen überhaupt, zeigt innen den Pleromzyylinder, aus dem sich dann der Zentralzyylinder herausbildet; sein Scheitel wird von einer kleinen Gruppe von Zellen eingenommen; das Plerom wird von dem die Rinde erzeugenden Periblem umgeben; ein besonderes Dermatogen ist nicht vorhanden, die Wurzelhaube wird vom Periblem, das sich kappig um die Spitze des Pleroms herumzieht, gebildet. Die inneren Reihen des Periblems laufen kontinuierlich um den Pleromscheitel herum, die äußeren sind am Scheitel aufgerissen, dann folgen Reihen, deren Zellen sich lockern, aufquellen und die Wurzelhaube erzeugen: Die Wurzelhaube entsteht durch scheitelwärts geförderte Spaltung der Periblemschichten (Reinke). Gemäß dieser Entwicklungsgeschichte fehlt bei den Coniferen eine echte Epidermis, die Außenfläche der Wurzel wird nicht von einer kontinuierlichen, sondern von einer aus einzelnen Stücken zusammengesetzten Haut bekleidet. Diese Stücke repräsentieren die Schenkel von Parabeln, deren Scheitel als Wurzelhaube abgeworfen sind; sie greifen treppenförmig über einander (Strasburger). Da die Außenfläche also aus absterbenden Zellen besteht, bilden sich die Wurzelhaare, wo solche vorhanden sind (besonders bei Langwurzeln), durch Ausstülpung der zweiten oder dritten Schicht turgesenter Rindenzellen (Endotrichien nach Nolle); sie durchbrechen die über ihnen gelegenen Schichten. Bei beginnendem Dickenwachstum zerreißen die Elemente der primären Rinde und lösen sich in Fetzen ab. Die Wurzel ist bei den Pinaceen meist diarch; im Cambiumzyylinder werden 2 Gefäßteile angelegt, die sich dann zu einer zentralen Gefäßplatte vereinigen, vor der beiderseits Phloem liegt, dann folgt ein mehrschichtiges Pericambium und die einschichtige Endodermis; aus dem Pericambium entstehen die Nebenwurzeln, die vor den Gefäßplatten angelegt werden. Bei den meisten *Pinus*-Arten (ausgenommen ist z. B. *P. silvestris*, deren Wurzeln diarch sind) sind mehrere Holzteile (häufig 3) vorhanden, die im Inneren nicht zusammenstoßen, sondern eine parenchymatische Zellgruppe übriglassen.

Bei den kleinen verpilzten Ernährungswurzeln kann die Bildung getrennter Holzteile unterbleiben (z. B. *Picea*, *Pinus silvestris*); bei diesen Mykorrhizen liegt dann im Zentralzyylinder ein kleines Bündel von primären Gefäßen, die nicht von zwei gegenüberliegenden aus entstanden sind (monarche Wurzel); das Phloem ist nur einseitig.

Von besonderen Bildungen im Zentralzyylinder sind Gerbstoffsäle oder -zellen und Harzgänge zu erwähnen, auch kristallführende Zellen sind häufig. Gerbstoffzellen fehlen z. B. bei *Abies*, bei *Picea* treten sie vereinzelt im Pericambium auf, bei *Cedrus* und *Tsuga* innerhalb und außerhalb vom primären Phloem. Bemerkenswerter ist die Anordnung der Harzgänge. Bei *Abies*, *Cedrus*, *Tsuga*, *Keteleeria*, *Pseudolarix* ist ein zentraler Harzgang vorhanden; die zwischen den beiden Holzanfängen zentral gelegenen Zellen bleiben unverholzt, eine Zellschicht bildet durch Auseinanderweichen den Kanal, der dann auch durch allmähliche Destruktion dieser Schicht vergrößert werden kann; die den Harzgang zunächst umgebenden Zellen unterscheiden sich nicht als Epithel von denen des angrenzenden Gewebes, dieser ist also weniger differenziert als im Blatt oder in der Rinde. Bei *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* liegt vor den beiden Kanten der primären Xylemplatte je ein schizogen entstandener Harzkanal. Bei *Pinus* werden die primären Harzkanäle von den Protoxylemsträngen hufeisenförmig umfaßt.

Im sekundären Stadium (das von den Ernährungswurzeln nicht erreicht wird) ist der Bau des Wurzelholzes von dem des Stammholzes wenig verschieden. Die Tracheiden

sind z. B. bei der Kiefer länger und besitzen etwas größeren Durchmesser, die Jahresringe sind von geringerem Durchmesser als beim Stamm. Eine äußere Rindenschicht bildet einen kontinuierlichen Phellogen-Mantel, von dem aus in abwechselnder Reihenfolge Schichten von Korkzellen und von Sklerenchymzellen erzeugt werden. Vielfach finden sich in der sekundären Rinde verkorkte Zellen mit Kristallen und Sklerenchymzellen, die meist in Gruppen angeordnet sind, bei *Larix* aber einzeln im Gewebe liegen und dort stark verdickt und langgestreckt sind; bei *Pinus* fehlen der Rinde sklerenchymatische Elemente.

Eine besondere Erwähnung verdient noch die Mykorrhiza-Bildung, die in ähnlicher Weise auch bei den Laubhölzern stattfindet. Die Mykorrhizen, Pilzwurzeln, sind kurze Saugwurzeln, die von einem Mantel von Pilzhypfen eingehüllt sind. Sie zeigen bei den Coniferen verschiedene Typen. Bei der Kiefer verzweigen sie sich mehrfach rein dichotomisch (Gabel-Mykorrhiza); die einzelnen Zweige können deutlich getrennt bleiben oder auch miteinander zu knolligen Gebilden von Erbsengröße verschmelzen, die perlschnurartig gereiht sind. Die Mykorrhiza der Fichte, Tanne und Lärche ist dagegen monopodial verzweigt. Der Pilzhypfen-Mantel um die Wurzel variiert bei den verschiedenen Typen stark in Dicke; er kann pseudoparenchymatisch dicht sein und sich nach außen allmählich in Hyphen auflösen oder von dem Mantel aus können dicht die Hyphen allseitig ausstrahlen, so daß er mit bloßem Auge betrachtet weißwollig erscheint. Früher wurde angenommen, daß die Mykorrhiza nur ektotroph sei, daß also die Hyphen nicht in die Zellen der Wurzel eindringen. In der Tat sind die Hyphen reichlich interzellular entwickelt und bilden ein Netzwerk um die Rindenzellen, doch haben neuere Untersuchungen gezeigt, daß sie auch ± reichlich in die Rindenzellen eindringen und innerhalb der Zellen verdaut werden.

Von vornherein ist die Annahme wahrscheinlich, daß das die Pilzwurzeln umgebende Mycel zu höheren im Waldboden lebenden Pilzen (Basidiomyceten) gehört, da eine Anzahl von Arten nur im Zusammenhang mit Bäumen vorkommt. Experimentell festgestellt wurde dieser Zusammenhang für *Boletus*-Arten; so ist *Boletus elegans*, der überall nur unter Lärchen vorkommt, der Pilz, der die Mykorrhiza-Bildung verschiedener *Larix*-Arten hervorruft. Bei guter Entwicklung der Mykorrhiza haben beide Komponenten Vorteile von dem Zusammenleben; die Pilze vermitteln jedenfalls die Stickstoff-Aufnahme durch die Bäume; ihre in das Innere der Zellen eindringenden Hyphen werden verdaut; doch zieht auch der Pilz, wie seine ± an das Zusammenleben gebundene Entwicklung zeigt, Vorteile aus ihm, es spielen sich Stoffwechselvorgänge zwischen den Hyphen im Rinden- netz und den durch dieses voneinander isolierten Zellen ab. Zwischen Pilz und Baum besteht also eine mutualistische Symbiose; ein Doppelorganismus wird gebildet, der für den Existenzkampf unter gewissen Bedingungen besser gerüstet ist als die beiden Komponenten für sich. Diese halten sich das Gleichgewicht; wird einer von ihnen schwächer, so geht die Entwicklung in Parasitismus über.

5. Allgemeine Ökologie. Es ist bemerkenswert, daß die Pinaceen, wie überhaupt die Coniferen, in ihrem äußeren Bau und in ihrer Anatomie durchschnittlich Charaktere aufweisen, wie wir sie bei typischen Xerophyten anzutreffen gewohnt sind\*). Schimper weist darauf hin, daß die xerophile Struktur eine erbliche Eigentümlichkeit ist, die den gegenwärtigen Existenzbedingungen nicht immer zu entsprechen scheint, z. B. in den Tropen. In Gegenden mit kalten Wintern muß aber der Baum in seinen perennierenden Teilen gegen stärkeren Wasserverlust geschützt sein, da eine Wasseraufnahme längere Zeit nicht möglich ist; bei laubwerfenden Bäumen ist dieser Schutz nur für die Knospen nötig. So nähert sich die laubwerfende Lärche auch mehr in ihrer Blattstruktur dem Typus sommerlicher Laubblätter. Nach Groom gehören die Coniferen (wenigstens der nördlichen Hemisphäre) zu dem Typus von Xerophyten, deren Struktur im wesentlichen nicht von edaphischen oder klimatischen Bedingungen, sondern von der Organisation der Pflanze selbst abhängig ist, indem bei erheblicher Gesamtoberfläche die Fähigkeit zur Wasseraufnahme geringer als bei anderen Bäumen ist. Die Struktur ermöglicht es den Coniferen, in Gegenden mit Jahreszeiten physiologischer Trockenheit und an Standorten zu leben, die von Dünen bis zu feuchten Wäldern wechseln. Die tracheidale Struktur des

\*) Vgl. Percy Groom, Remarks on the Oecology of Coniferae, in Ann. of Bot. XXIV (1910) 241—269; dort auch weitere Literaturangaben.

Holzes steht gut im Einklang mit ihren xerophytischen immergrünen Blättern; ein ähnlicher Holz-Typus (mit Reduktion der Gefäße und der Gefäß-Weite) kommt auch bei Dicotylen temperierter Gegenden mit immergrünen Blättern vor (amerikanische *Quercus*-Arten, *Trochodendron*, *Drimys* usw.). An sich ist eine solche Holzstruktur kein Hindernis für den phylogenetischen Fortschritt und für den Übergang zum Abwerfen des Laubes, wie die Lärche zeigt, bei der der Transpirationsstrom schnell ist und die Blätter stark verdunsten. Diese physiologische Einstellung von *Larix* ist auch nach Groom der Hypothese von Miss Stoops nicht günstig, nach der die Coniferen Xerophyten sind, weil der tracheidale Aufbau des Holzes keinen schnellen Wasserstrom gestattet.

**Blütenverhältnisse.** Die Blüten der *P.* entbehren einer typischen Blütenhülle; sie sind monözisch\*), entweder in getrennten Regionen des Baumes (*Abies*) oder an denselben Zweigen (*Larix*) entwickelt; sie gehen meist einzeln aus beschuppten Knospen nach einer Ruheperiode hervor, entsprechen also einem Zweige, oder sie entstehen an diesjährigen Langtrieben (*Pinus*), selten bilden sie sich zu mehreren aus einer Knospe (♂ Blüten von *Keteleeria* und *Pseudolarix*, vgl. unten). Die ♂ Blüten haben die Form länglicher oder rundlicher Kätzchen und sind meist gelb, selten rötlich gefärbt; die Stam. sind spiralig um die Achse gestellt und tragen unterseits zwei Sporangien (Pollensäcke); die Blüten fallen nach der Bestäubung ab. Die ♀ Blüten sind grün oder rötlich bis purpurrot und bestehen aus meist zahlreichen spiralig gestellten Fruchtblättern, die deutlich in Deckschuppe und Fruchtschuppe gegliedert sind; sie entwickeln sich bei der Reife zu holzigen Zapfen, die oft bedeutende Länge erreichen.

♂ Blüten. Die Blüten sind meist am Grunde von einer Hülle rundlicher Schuppen umgeben; die einzelnen Stam. sind kurz gestielt und gehen in eine breite Anthere aus, die unterseits zwei große, der Fläche völlig angewachsene Sporangien trägt; das Ende des Sporophylls wird von einer meist kleinen freien und aufgerichteten Endschuppe (Antherenkamm) von sehr verschiedener Gestalt gebildet. Bei Ausbildung von zahlreichen Stam. können die ♂ Blüten ziemlich beträchtliche Längen erreichen, z. B. bei *Abies alba* 20—27 mm, bei *Cedrus* bis 40 mm, kürzer sind sie bei *Larix* und *Tsuga*.

Bei *Abies* treten die ♂ Blüten dichtgestellt in den Achseln der Blätter auf der Unterseite und an den Flanken vorjähriger Zweige hervor; sie sind ± abwärts gerichtet. Ebenso ist die Stellung bei *Picea* und *Pseudotsuga*, doch können sie bei *Picea* auch aus den Endknospen von Seitenzweigen hervorgehen; bei *Picea* krümmt sich beim Aufblühen die Blütenachse aufwärts. Bei *Larix* bildet sich sowohl die ♂ wie die ♀ Blüte aus der Terminalknospe eines Kurzzweiges; da die Kurzzweige keine Seitenknospen erzeugen, sterben sie nach der Blütenbildung ab. Der ♀ Kurzzweig trägt Laubblätter und Blüte, der ♂ im Blütejahr nur Knospenschuppen und die Blüte. Gelegentlich kann ein ♀ Kurzzweig schon im ersten Jahre mit einer Blüte abschließen, meist werden die Kurzzweige erst im zweiten oder den folgenden Jahren fertig. Die ♀ Blüten sind aufwärts gerichtet, die ♂ kehren ihre Spitze abwärts. *Cedrus* verhält sich ähnlich wie *Larix*, nur daß hier auch am Grunde der ♂ Blüten ein Blattbüschel steht. Bei *Pinus* stehen die ♂ Blüten zahlreich ährenförmig gedrängt an Stelle von Kurzzweigen am Grunde junger Langtriebe in den Achseln häutiger Deckblätter am Langtrieb; sie sind schief aufwärts gerichtet und tragen am Grunde Schuppenblätter; ihre Entwicklung entspricht also der der antizipierten Kurzzweige (vgl. oben); die Zahl der Schuppen variiert nach den Arten von 3—16 (3—4 z. B. bei *P. silvestris*, 4—6 bei *P. pinea* und *P. halepensis*, 6—8 bei *P. strobus*, 14—16 bei *P. Lambertiana*); die innersten Schuppen stellen öfters Übergangsgebilde zu den Stam. dar. Bei vielen *Pinus*-Arten (besonders der *Diploxylon*-Gruppe) sind in den Winterknospen die Anlagen der Kurzzweige und der ♂ Blüten schon weit fortgeschritten. Bei *Keteleeria* (vgl. Pirotta in Bull. R. Soc. Toscana di Orticoltura XII [1887] 3—8) gehen mehrere Blüten aus einer Knospe hervor; diese ist entweder axillär oder an einem vorjährigen Zweige terminal. Die Knospen öffnen sich im Frühjahr; sie sind von zahlreichen Schuppen bedeckt, die dann die Blütengruppen zu Beginn der Blütezeit wie ein Involukrum umgeben und schließlich abfallen. Jede Infloreszenz hat einen sehr kurzen Pedunculus, der kleine Schuppenblätter trägt und am oberen Ende verbreitert ist; die Blüten sind auf dieser Verbreiterung inseriert, und zwar besonders wirtelartig am Rande, nur 1—2 Blüten stehen in der Mitte. Die Zahl der ca. 1 cm langen Blüten beträgt 9—10;

\* Über gelegentlich auftretende zweigeschlechtliche Zapfen vgl. weiter unten.

sie haben einen nackten Stiel. Ähnlich stehen auch die ♂ Blüten von *Pseudolarix* in größerer Zahl gebüschtel am Ende von Kurzzweigen, von gemeinsamer Schuppenhülle umgeben.

Die Öffnung der reifen Sporangien erfolgt durch große Spalten, durch die der Pollen austritt; die Richtung dieser Spalten steht im Zusammenhang mit der Stellung der ♂ Blüten zur möglichst bequemen Ausschüttung der Pollenkörner (Näheres vgl. bei Goebel, in Flora 91 [1902]). Bei *Pinus* ist die Spalte längsgerichtet, bei *Picea* schief, bei *Abies* fast quer (vgl. bei den Gattungen). Die Pollenkörner sind gelbgefärbt und (mit Ausnahme von *Pseudotsuga*) mit zwei ungefähr halbkugeligen, großen Luftblasen versehen, die sich durch Hervorwölbung der Exine bilden. Die Bestäubung erfolgt durch den Wind; die Luftblasen sind also von Vorteil, da sie das spezifische Gewicht des Pollenkorns vermindern und seine Oberfläche vergrößern. Bei dem Reichtum an ♂ Blüten und der großen Zahl der Pollenkörner in den Sporangien wird der Pollen in Massen ausgebildet; er stäubt in Form gelblicher Wolken aus und wird gelegentlich weit vom Winde fortgeführt und an der Oberfläche von Pfützen oder Seen als sogenannter Schwefelregen oder Seeblüte in dichter Menge niedergeschlagen.

♀ Blüte. Die Stellung der ♀ Blüten bei *Larix* wurde schon erwähnt. Bei *Abies* und *Picea* entspricht sie der der ♂ Blüten; bei *Abies* sind die ♀ Blüten axillär, aufrecht an der Oberseite von Langzweigen der Gipfelregion des Baumes; sie besitzen einen kurzen, schuppenträgenden Stiel; ähnlich verhält sich *Pseudotsuga*; bei *Picea* stehen die Blüten auf kurzem, schuppenträgenden Stiel aufrecht an der Spitze vorjähriger Triebe, bilden also deren Fortsetzung aus einer Terminalknospe; dasselbe gilt für *Tsuga*. Bei *Pinus* sind die Blüten nahe der Spitze junger Langtriebe einzeln oder zu mehreren fast wirtelig inseriert (bei mehrgliedrigem Jahreszuwachs, vgl. oben, können sie auch seitlich stehen); da der Langtrieb nur unter Ausbildung der schon vorhandenen Organe sich verlängert, bleiben die Blüten und jungen Zapfen im ersten Jahre subterminal; die Blüten entspringen aus den obersten Schuppenblattachsen des Jahrestriebes, entsprechen also ihrer Stellung nach Langzweigen; die Seitenachse (der Stiel der Blüte) ist dicht beschuppt, kürzer oder länger, aufwärts gerichtet; die Schuppen umgeben auch den Grund der ♀ Blüte.

Das Fruchtblatt ist stets deutlich in die äußere Deckschuppe und die innere Fruchtschuppe unterschieden, die beide nur am Grunde verwachsen sind; letztere trägt auf der Oberseite nach dem Grunde zu zwei mit der Mikropyle nach unten zu gekehrten Samenanlagen mit einem dicken Integument mit zweilappiger Mikropyle. Der Nucellus ist nur in den ersten Jugendstadien vom Integument ganz frei; durch das spätere Wachstum in der basalen Region ist dann nur noch die Spitze frei, sonst sind Integument und Nucellus vereint. Die Zahl der Fruchtblätter ist sehr verschieden, am geringsten bei *Tsuga* und *Larix*-Arten, am größten bei *Abies* und *Picea*. In der Form von Deckschuppe und Fruchtschuppe und im Größenverhältnis beider zur Blütezeit lassen sich mehrere Typen unterscheiden. Bei *Abies*, *Larix*, *Pseudotsuga* ist die Fruchtschuppe bedeutend kürzer als die Deckschuppe. Die Deckschuppe der *Abies*-Arten (deren Blüte bis ca. 6 cm Länge erreichen kann) ist breit, rundlich oder umgekehrt herzförmig, öfters auch etwas eingeschnitten am oberen Rande und trägt einen längeren, ± abgesetzten, schmalen, horizontal abstehenden Fortsatz; die Fruchtschuppe ist zur Blütezeit bedeutend kürzer, nierenförmig gerundet; beide sind am Grunde gemeinsam kurz stielförmig verschmälert; die beiden Samenanlagen ragen mit ihrer Spitze über den unteren Rand der Fruchtschuppe neben dem Stiel frei hervor. Von gleichem Typus ist *Pseudotsuga*, bei welcher Gattung die Deckschuppe zweilappig eingeschnitten ist und zwischen den Lappen einen längeren pfriemlichen Fortsatz trägt, und *Larix*; bei beiden Gattungen ragen die Samenanlagen nicht frei hervor. Wesentlich anders ist das Verhältnis bei *Picea*. Bei dieser Gattung

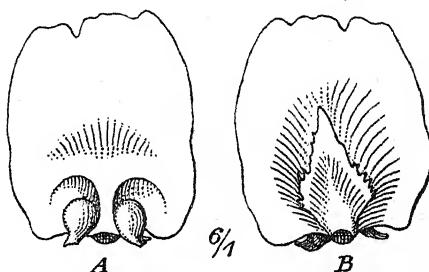


Fig. 157. Deckschuppe und Fruchtschuppe der *Picea*-Blüte. A Fruchtschuppe von der Ober-(Innen-)seite mit den beiden Samenanlagen. B Dieselbe von der Unter-(Außen-)seite mit der kleineren Deckschuppe. (Nach Kirchner.)

ist die Deckschuppe um  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  so lang als die Fruchtschuppe, oval, gezähnelt; letztere ist breit rundlich, am oberen Rande gerundet, abgestutzt oder ausgerandet. Auch bei *Tsuga* ist die Deckschuppe etwas kürzer als die breite Fruchtschuppe. Bei *Pinus* ist das Längenverhältnis beider wechselnd, doch tritt immer die fleischige Fruchtschuppe stärker in der Blüte hervor als die häutige Deckschuppe; bei *P. silvestris* (deren Blüte ca.  $\frac{1}{2}$  cm lang ist) erreicht letztere ungefähr die Hälfte der innerseits in der Mitte gekielten, aus dem Kiel stumpf vorgezogenen, breit eiförmigen Fruchtschuppe; bei anderen Arten kann die häutige Deckschuppe ebenso lang als die Fruchtschuppe werden; die Kielbildung der Fruchtschuppe ist bei den Arten verschieden stark ausgeprägt, deutlich z. B. bei *P. montana*.

Die Anlage der ♀ Blüten\*) erfolgt gewöhnlich im Herbst des der Blüte vorangehenden Jahres, doch ist meist nur ein kleiner ovaler Körper sichtbar, an dem die Deckschuppen- und Fruchtschuppenanlage noch nicht unterscheidbar ist; letzteres ist aber z. B. bei *Tsuga canadensis* der Fall. Die ersten Stadien in der Ausbildung der Fruchtschuppe sind überall ähnlich: sie erscheint als Anschwellung und dann als stärkerer Querwulst an der Basis der Deckschuppe. Bei *Pinus silvestris* u. a. kann man dann zwei seitliche Höcker und den mittleren Teil unterscheiden. (Letzterer schwächt dann an und bildet den bei den verschiedenen Arten ± ausgeprägten Kiel.) Aus der Spitze der seitlichen Höcker gehen die Samenanlagen hervor. Das Wachstum der unteren Seite der Fruchtschuppe ist intensiver, wodurch die Samenanlagen auf ihre Oberseite verschoben und umgewendet werden, also ihre Mikropyle nach der Basis der Fruchtschuppe zu richten. Bei *Abies* geschieht das schon sehr früh. Nach dieser Orientierung der Samenanlagen wächst die Fruchtschuppe auf der Ober- und Unterseite gleichmäßig. Auch bei den Gattungen, die keinen deutlichen Kiel ausbilden (*Abies* usw.), entsteht im unteren Teil der Fruchtschuppe zwischen den Samenanlagen eine kleine Anschwellung.

Als häufige Anomalien werden bei verschiedenen Pinaceen-Gattungen androgyne Blütenzapfen beschrieben (vgl. *Strasburger*, Die Coniferen und die Gnetaceen [1872] 171—172; *Penzig*, Pflanzen-Teratologie 2. Aufl. III [1922]; *K. Goebel*, Organographie der Pflanzen 2. Aufl. III [1923] 1497, 1518). Meist sind die zweigeschlechtlichen Blütenzapfen unten ♂ und oben ♀, doch wird auch für mehrere Gattungen der umgekehrte Fall angegeben, daß die Blüten oben ♂ sind. Die anomale Entwicklung der Blüten zeigt sich in dem Übergang zwischen Stam. und Deckschuppen in der mittleren Zone. So beschreibt *Strasburger* für *Pinus laricio*, daß unten normale Stam. vorhanden sind, dann schwinden allmählich die Antheren und zugleich erfolgt ein entsprechend abgestuftes Auftreten der Fruchtschuppen, zunächst ohne, dann mit Samenanlagen. Die Stam. gehen in Deckschuppen in allmählicher Annäherung der Form über. Oben sind normale Deckschuppen und Fruchtschuppen vorhanden. *Richard* erwähnt Ähnliches für *Abies*, *H. v. Mohl* für *Pinus alba* (*Picea alba*) usw. *Goebel* beschreibt ♀ Blütenzapfen von *Picea alba*, die oben ♂ wurden. Die Fruchtschuppe tritt nach oben zu am Zapfen mehr und mehr zurück und verschwindet ganz. Die Deckschuppen werden dann zu Stam. mit Sporangien an der Unterseite; diese Schuppen können an der Basis noch verkümmerte Samenanlagen, die an der Integumentbildung kenntlich sind, tragen.

Über die Anomalie der Durchwachstung des Zapfens ist die allgemeine Einleitung bei den Coniferen zu vergleichen.

**F r u c h t.** Die Blüten entwickeln sich zu holzigen, trocknen Zapfen, an deren Aufbau wesentlich die die Samen tragenden Fruchtschuppen beteiligt sind. Die Zapfen mit ihren meist zahlreichen, spiraling angeordneten Fruchtblättern können in vielen Fällen bedeutende Länge erreichen, so bei *Abies alba* über 20 cm, bei *Pinus Coulteri* bis 35 cm, bei *P. Lambertiana* 30—50 cm; bei der erstenen *Pinus*-Art sind dabei die Zapfen mit ihren dicken, stark verholzten Schuppen sehr schwer, während sie bei der letzteren mehr dünn-schuppig und leicht sind; anderseits haben viele *Pinus*-Arten kleinere, öfters nur wenige cm lange Zapfen (z. B. *P. montana*). Die kleinsten Zapfen finden sich bei *Tsuga* und

\*) Vgl. neben der allgemeinen Literatur u. a. *A. Kramer*, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und des anatomischen Baues der Fruchtblätter der Cupressineen und der Placenten der Abietineen, in *Flora LXVIII* (1885) 519—528, 544—568, T. IX; *E. Strasburger*, Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena 1872; *K. Goebel*, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl. (1923) 1516 ff. Vgl. auch S. 140 der allgemeinen Einleitung.

*Larix*: so sind sie bei *Tsuga americana* (*T. canadensis*) nur 1,5—2 cm lang, mit nur 15 bis 20 Schuppen, bei *Larix decidua* 2—4 cm, bei *L. laricina* nur 1,5 cm mit 20 Schuppen.

Von den wesentlichsten Unterschieden in der Ausbildung des Zapfens seien folgende zunächst kurz hervorgehoben. Der Zapfen zerfällt bei der Reife, indem die Spindel stehen bleibt und die Schuppen sich einzeln von ihr loslösen und abfallen (*Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*) oder die Schuppen bleiben bei der Reife an der Spindel haften und der Zapfen fällt im ganzen nach kürzerer oder längerer Zeit ab (die übrigen Gattungen). Die Deckenschuppen können im Wachstum ganz zurückbleiben und verkümmern, so daß sie bei der Reife nur als kleine vertrocknete Schuppen am Grunde der stark vergrößerten Fruchtschuppe stehen (*Pinus*, *Picea*), oder sie können sich mit der Fruchtschuppe, wenn auch stets schmäler wie diese, weiterentwickeln und am reifen Zapfen die Länge der Fruchtschuppe erreichen oder sogar übertreffen (*Abies*, *Pseudotsuga*). Die Fruchtschuppen schließen am reifen geschlossenen Zapfen mit ihren verdickten Endflächen (Apophysen) schildförmig aneinander (die meisten *Pinus*-Arten) oder die Fruchtschuppen sind flach und greifen dachig übereinander. In beiden Fällen schließen die Schuppen am reifenden Zapfen fest zusammen und schützen die sich entwickelnden Samen; erst bei der Reife sperren die Schuppen auseinander, so daß die Samen herausfallen können.

Im folgenden soll auf die verschiedenen Typen noch etwas näher eingegangen werden.

Betrachtet man den gelb bis braun gefärbten noch geschlossenen Zapfen der *Pinus*-Arten der Untergattung *Diploxylon* von außen, so erscheint seine Oberfläche zusammengesetzt aus polygonalen, eng aneinanderschließenden Schildern; am geöffneten Zapfen, an dem die Schuppen sperrig auseinanderweichen, ist zu erkennen, daß diese Schilder von den stark verdickten Enden der Fruchtschuppen gebildet werden, die dann flach und dünner werdend, aber auch immer noch kräftig verholzt, von der Breite der Schilder aus sich etwas keilförmig verjüngend nach der Zapfenachse hin erstrecken. Die Deckenschuppe ist am Grunde der Fruchtschuppe verkümmert. Der am geschlossenen Zapfen sichtbare Schild wird als Apophyse bezeichnet; diese kann ± flach oder mäßig gewölbt sein oder stark pyramidal vorspringen; zentral oder seitlich verschoben zeichnet sich der Nabel (Umbo) ab, der öfters in eine scharfe Spitze (Mucro) ausläuft. Bei den Sektionen *Cembra* und *Strobus* sind die Fruchtschuppen flacher, so daß sie am Zapfen mehr dachig deckend als schildförmig erscheinen; der Nabel ist dann hier nicht zentral, sondern endständig. Der Zapfen ist bei *Pinus* fast sitzend oder an einem längeren, holzigen, abwärts gekrümmten Stiel befestigt. In der Ausbildung des Zapfens sind innerhalb der Gattung verschiedene Richtungen des Fortschrittes bemerkbar. Einmal der schon erwähnte Übergang vom Typus der *Pinus-Cembra* zum Typus mit schildförmiger Apophyse. Dann kann der Zapfen schief werden. Bei den meisten Arten ist der Zapfen ungefähr symmetrisch, die Apophysen sind an seiner Innenseite und Außenseite gleichgebildet. Bei einzelnen Arten gelegentlich, bei anderen konstant (z. B. *P. Banksiana*) sind nun die Apophysen auf der (nach dem Zweig gerichteten) Innenseite flacher, auf der Außenseite springen sie viel stärker vor; zugleich ist der ganze Zapfen gekrümmt und gegen den Zweig gedrückt. Ferner kann als Fortschritt die Tatsache angesehen werden, daß die Zapfen bei einer Reihe von Arten ± lange Zeit am Zweig nach der Reife sitzenbleiben; damit hängt auch oft zusammen, daß die Zapfen sich nicht nach Reifung öffnen, sondern längere Zeit geschlossen bleiben. Bei einzelnen Arten erfolgt die Öffnung des Zapfens unregelmäßig und in Zwischenräumen, bei anderen ist das Geschlossenbleiben des Zapfens ein konstantes Merkmal (vgl. den systematischen Teil). Am extremsten verhalten sich hierin *P. attenuata* von Kalifornien und Verwandte. Von *P. attenuata* wird angegeben, daß die sitzenbleibenden Zapfen oft vollständig in die Borke alter Bäume eingebettet sind und sich gewöhnlich erst beim Tode des Baumes alle zusammen öffnen und ihre Samen ausstreuen; nur vereinzelt öffnen sich die ältesten Zapfen noch bei Lebzeiten des Baumes. Es ist hierin ein Schutzmittel gegen die Ausrottung durch die öfters an den trockenen Standorten wütenden Feuer gegeben. Wenn der Baum durch Feuer abgetötet ist, werden alle Samen abgeworfen und keimen schnell aus.

Im allgemeinen dauert die Zapfenreife 2—3 Jahr. Die Entwicklung des Zapfens und die Reifung wird von Kirchner (in Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgesch. Blütenpfl. Mitteleur. I. 1. p. 200, z. T. nach Kramer l. c.) für *P. silvestris* wie folgt beschrieben: »Als bald nach dem Eintritt der Bestäubung neigen sich die ♀ Blüten durch

Krümmung ihres Stiels abwärts, die Fruchtschuppen setzen ihr Längen- und Dickenwachstum ungefähr gleichmäßig fort und durch letzteres wird die Bildung der Apophyse veranlaßt. Dabei wird der anfänglich auf der Innenseite der Schuppe stehende Kiel durch starkes Wachstum der Innenseite nach außen gerückt und bildet zuletzt den Nabel auf der Mitte der Apophyse. Deren Epidermis zeigt im Gegensatz zur Ober- und Unterseite der Fruchtschuppe stark ausgebildete Kutikularschichten, unter ihr liegt ein großzelliges Gewebe, aus welchem sich im Sommer 2 oder mehr Lagen sklerenchymatischer Zellen ausbilden, deren dicke Wandungen bräunlich gefärbt sind, und darunter befindet sich nun ein aus 6—8 Schichten bestehendes engzelliges Korkgewebe. Deshalb zeigt im August der junge Zapfen eine graubraune Färbung, die Fruchtschuppen haben sich jetzt dicht zusammengelegt, später greifen Haarbildungen auf ihren Berührungsflächen so ineinander, daß ein vollständiger Verschluß der Zapfen zum Schutz der Samen erreicht wird, und die Apophysen stoßen trotz der Streckung des ganzen Zapfens lückenlos aneinander. Das Wachstum der Deckschuppen ist inzwischen ganz stehen geblieben. Im Herbst ist der junge Zapfen 7 mm lang und 4 mm dick, sein Stiel hat eine Länge von ca. 9 mm; in diesem Zustand verharrt er bis zum kommenden Frühjahr, in welchem er, auf seinem Stiele herabgebogen bleibend, ein lebhaftes Wachstum zeigt. Die Fruchtschuppen wachsen vorausweise in die Länge, aber auch in die Breite und Dicke; da sie sich auf der Ober- und Unterseite gleichmäßig strecken, so trägt die Apophyse im 2. Jahre den Kiel auf ihrer Mitte, und rings um ihre vorjährige braune, zentral bleibende Endfläche bildet sich eine peripherische Zone von lebhaft grüner Färbung; später erfahren deren Gewebe dieselbe Veränderung und Braunfärbung, wie vorher der zentrale Teil. Das anfänglich parenchymatische übrige Grundgewebe der Fruchtschuppe mit Ausnahme einiger Zell-Lagen an der Oberseite der Gefäßbündel bildet sich, zuerst an der Unterseite und von der Basis nach der Spitze fortschreitend, in ein sklerotisches Prosenchym um, wodurch die Schuppen eine bedeutende Festigkeit erlangen und den eingeschlossenen Samen einen hinreichenden Schutz gegen äußere atmosphärische Einflüsse bieten können. Auch jetzt noch bleiben sie so fest geschlossen, daß die Apophysen eine durch keinerlei Ritze unterbrochene Außenfläche des Zapfens bilden. Im folgenden Frühjahr erlangt derselbe seine vollkommene Reife; er bleibt nach unten gewendet, ist von einer ei- oder kegelförmigen Gestalt, am Grunde schief ausgebildet, 2 $\frac{1}{2}$  bis 7 cm lang, in Größe, Stellung der Schuppen, Form und Farbe der Apophysen sehr variierend. Im zeitigen Frühjahr öffnet sich der Zapfen, indem sich seine Schuppen, von oben beginnend, beim Austrocknen infolge des Vertrocknens und Einschrumpfens des in der Nähe der Gefäßbündel übrig gebliebenen Parenchys voneinander lösen und sich mit einem deutlich vernehmbaren knackenden Geräusch so weit auseinander spreizen, daß die Samen zwischen ihnen herausfallen können.«

Bei den übrigen Gattungen decken sich die flachen Fruchtschuppen dachziegelig und schließen die reifenden Samen ein; meist sind auch noch an den Schuppen ineinander greifende Haare entwickelt. Bei *Picea* erfolgt die Reifung des herabhängenden Zapfens im Blütejahr; die Samen fallen aber bei *P. excelsa* erst im nächsten Frühjahr aus; der Zapfen fällt dann im ganzen ab. Die Deckschuppe bleibt sehr klein, die Fruchtschuppe ist verhältnismäßig dünn, lederig. Von gleichem Typus wie bei *Picea* ist der kleine Zapfen von *Tsuga*; die Deckschuppe erreicht hier  $\frac{1}{3}$  bis fast  $\frac{1}{2}$  der Fruchtschuppe. Wesentlich anders ist die Ausbildung des Zapfens bei *Abies*; hier bleibt der Zapfen dauernd aufrecht, er reift im Blütejahr und die Schuppen (Deckschuppe und Fruchtschuppen zusammen) lösen sich dann im Winter von der noch lange stehenbleibenden starken Spindel einzeln ab; mit ihnen bleiben die Samen verbunden oder sie trennen sich schon bald von der Fruchtschuppe. Diese ist holzig, oben breit gerundet und am Grunde kürzer oder länger genagelt; dieser stielförmige Teil ist der Frucht- und Deckschuppe gemeinsam, welch letztere mit ihrer Basis dem Nagel entspricht. Die Deckschuppe geht nach oben zu in eine verschieden geformte Fläche aus, sie ist viel schmäler als die Fruchtschuppe, kann aber deren Länge erreichen oder übertreffen; sie hat meist eine abgesetzte Spitze, die bei *A. venusta* (*A. bracteata*) grannenartig verlängert 4 cm lang werden kann, so daß aus dem Zapfen die Grannen nach allen Seiten weit herausragen. Wie bei *Abies* zerfällt auch der Zapfen bei *Cedrus*, doch dauert hier die Reife länger; die Fruchtschuppen sind außerordentlich breitflächig entwickelt, doch bleibt die Deckschuppe sehr klein. In der Form der breiten Fruchtschuppen ist auch der große aufrechte Zapfen

von *Keteleeria* dem von *Abies* ähnlich, doch zerfällt er nicht. Bei *Pseudotsuga* wiederum hängt der Zapfen und fällt im ganzen ab wie bei *Picea*, doch ist die Deckschuppe am Zapfen länger als die Fruchtschuppe; die Deckschuppe ist zweispaltig und die kräftige Mittelrippe ist in eine grannenartige Spitze ausgezogen. Beim *Larix*-Zapfen ist die Deckschuppe kürzer oder länger als die Fruchtschuppe, der durchschnittlich kleine Zapfen reift im Blütejahr, fällt aber erst im ganzen nach längerer Zeit ab.

Die starke Entwicklung der Fruchtschuppe bedingt eine ausreichende Gefäßbündelversorgung; die Gefäßbündelzweige erstrecken sich auch zur Basis der Samenanlagen (vgl. u. a. Strasburger I. c., M. Radai, Contrib. à l'étude de l'anatomie comparée du fruit des Conifères, in Ann. Sc. Nat. 7. sér. XIX (1894) 165—368, T. 1—15; Hannah C. Aase, Vascular anatomy of the megasporophylls of Conifers, in Bot. Gaz. LX (1915) 277—313). Im allgemeinen ist zu sagen, daß das Gefäßbündelsystem der Fruchtschuppe von dem der Deckschuppe unabhängig ist, daß also beide getrennt von der Stele der Zapfenrhachis ihren Ursprung nehmen. Ein unteres Gefäßbündel durchzieht die Deckschuppe; die Lage seiner Teile ist normal, das Xylem ist nach oben, das Phloem nach unten gewandt. Für die Fruchtschuppe gehen von der Achse zwei Bündel aus (bei *Cedrus* nur eins, bei *Pinus* auch drei), die schon innerhalb der Rhachis meist einen Zweig abgeben. In der Fruchtschuppe findet nun eine starke Verzweigung statt, so daß eine ganze Reihe von Bündeln in ihr nebeneinanderliegt, von denen schwache Seitenzweige die Samenanlagen versorgen; für diese Bündel ist es charakteristisch, daß sie eine dem Deckschuppen-Bündel entgegengesetzte Orientierung haben, d. h., sie kehren ihr Xylem dem Xylem des Deckschuppenbündels zu.

Die beiden Samen (vgl. R. Hicke1, Graines et plantules des Conifères, in Bull. Soc. Dendrol. de France [1911] 13—115, 134—204) liegen der Oberseite der Fruchtschuppe auf, derselben mit einer ± großen Fläche angewachsen (vgl. auch weiter unten bei der Beschreibung des Flügels); sie sind meist mit einem einseitigen, großen häutigen Flügel versehen, der sich von der Oberfläche der Fruchtschuppe ablöst. Ihre Form ist spitz eiförmig, mit der Spitze nach der Basis der Fruchtschuppe zu, oder mehr dreieckig-bis keilförmig-eiförmig; die Farbe schwankt von gelb bis schwärzlich. Meist sind die Samen (ohne Flügel) relativ klein, so daß sie flugfähig sind (*Abies alba* 7—9 mm, *Picea excelsa* 4—5 mm, bei einzelnen *Picea*-Arten nur 2—3 mm, *Larix decidua* 3—4 mm, *Pinus silvestris* 3—5 mm, *P. excelsa* 8—9 mm). Einzelne *Pinus*-Arten haben besonders dicke, große und schwere Samen, bei denen dann die Flügel ± verkümmert sind, da ein Transport durch den Wind nicht möglich ist; so beträgt die Länge des Samens bei *P. cembra* 9—14 mm, bei *P. pinea* und bei *P. Sabiniana* bis 20 mm. Die lederige bis holzige Samenschale enthält Harzlücken (*Abies*, *Cedrus*) oder ist harzfrei (*Larix*, *Pseudotsuga*). Der Zellinhalt des Nährgewebes besteht aus in fettes Öl eingebettetem Aleuron; die Aleuronkörner sind von 5—15  $\mu$  groß; bei *Pseudolarix* ist auch Stärke vorhanden. Der inmitten des Nährgewebes gelegene Embryo ist gerade oder (meist bei *Abies* und *Cedrus*) gekrümmt, mattweiß von der Farbe des Endosperms, oder auch schon ± gelb bis grün (vgl. bei Keimung). Die zylindrische Achse ist ziemlich langgestreckt, mit dem Wurzelende der Basis des Samens (dem Mikropyle-Ende) zugekehrt; die Zahl der Kotyledonen schwankt von 4—10 (vgl. bei Keimung); sie umgeben die kleine, kegelförmige Stammknospe. Wie erwähnt, sind die Samen der Pinaceen allermeist mit einem einseitigen, von der Samenbasis ausgehenden, langen häutigen Flügel versehen (vgl. die Figuren bei den Gattungen), der mit der Fruchtschuppe verwachsen ist und sich erst bei der Reife von ihr ablöst; der Flügel bedeckt auch als eine Hautschicht, die man wohl als Flügelhaut des Samens bezeichnen kann, den Samen oben (außen) und kann bei manchen Gattungen weit auf die Unterseite (Innenseite) des Samens herumgreifen. Nur bei manchen *Pinus*-Arten ist der Flügel wie erwähnt, rudimentär oder gänzlich unentwickelt, und es bleibt nur die den Samen bedeckende Flügelhaut übrig.

Nach von Tübeuf (Beitrag zur Kenntnis der Morphologie, Anatomie und Entwicklung des Samenflügels bei den Abietineen, in XII. Ber. Botan. Ver. Landshut [1892] 153—196, 3. T., 15 Abb. im Text) ist die oft wiederholte Darstellung falsch, nach der der Flügel einfach eine oberflächliche Schicht der Fruchtschuppe ist und sich von dieser ablost. Danach müßte, da der Flügel auch die Samenanlage außen deckt, diese im Gewebe der Fruchtschuppe wie in einer Tasche stecken. Der Flügel ist, von der Fruchtschuppe deutlich verschieden, schon im jungen Zustande der Blüte nachweisbar und wird gleich-

zeitig mit den Samenanlagen angelegt; er bedeckt die Samenanlage von oben und schließt sie ein bis auf die Stelle, wo sie an der Fruchtschuppe festgewachsen ist; der eigentliche Flügel oberhalb der Samenanlage bleibt mit der Fruchtschuppe bis zur Reife verwachsen und macht deren Wachstum mit. Man muß nach T u b e u f den Flügel als besondere Schicht zum Integument rechnen (oder ihn als zweites Integument bezeichnen).

Im folgenden sei auf die verschiedene Ausbildung des Flügels bei den Gattungen hingewiesen. Bei *Abies* bedeckt der derbe, mit dem Samen fest verwachsene Flügel den

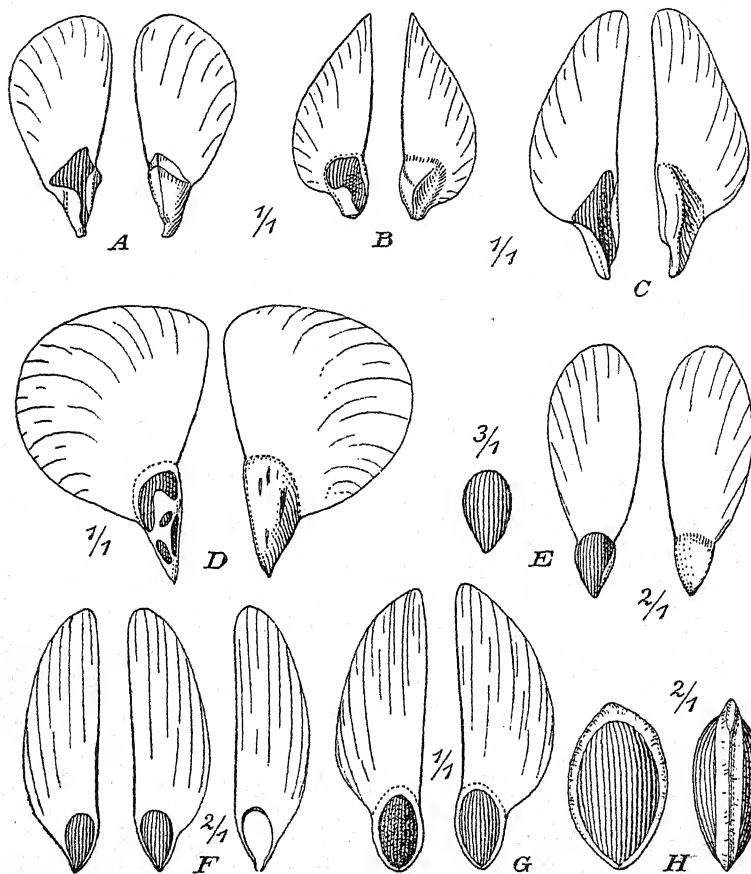


Fig. 158. Samen und Samenflügel von Pinaceen. *A, B, C, D, F, G* von beiden Seiten. *A* *Abies alba*. — *B* *Pseudolarix*. — *C* *Keteleeria Davidiana*. — *D* *Cedrus deodara*. — *E* *Picea excelsa*. Same mit Flügel; konkav Flügelhaut und Flügel nach Entfernung des Samens, von derselben Seite; links Same. — *F* *Pinus silvestris* L., die dritte Figur zeigt die Zange des Flügels nach Abfall des Samens. — *G* *Pinus excelsa* Wall. — *H* Dieselbe, Samen (ohne Flügel) mit verdicktem Flügelhautrande. (Original.)

Samen außen vollständig und greift kappenartig über die Spitze des Samens (unten an der Mikropyle) nach innen herum; ein ungefähr dreieckiger, spitz zulaufender Teil der Innenseite, wo die Samenanlage angewachsen war, ist vom Flügel frei (Fig. 158 *A*). Das Herumgreifen des Flügels ist möglich, da die Samenanlage bei *Abies* im oberen Teil (nach der Mikropyle zu) frei hervorragt. Ähnlich *Tsuga*, nur ist der Flügel zarter und greift weniger herum. Noch weniger ist die Samen-Unterseite bedeckt bei *Larix* und *Pseudotsuga*, wo der Flügel nur den untersten Rand der Samen-Unterseite (an der Mikropyle) kappenartig deckt. Schließlich fehlt bei *Cedrus*, welche Gattung durch einen sehr großen Flügel ausgezeichnet ist, die Flügelhaut auf der Samen-Unterseite fast völlig, sie ist hier nur ganz am Mikropyle-Ende noch vorhanden (*D*). Bei allen diesen Gattungen ist der Flügel mit dem

Samen untrennbar verwachsen. Wesentlich anders verhält sich *Picea* (E). Hier bedeckt der Flügel den Samen nur außen (oben) und löst sich zur Reifezeit leicht vom Samen ab. Entsprechend der Form des Samens ist die abgelöste Flügelhaut des Samens napfförmig konkav. Bei *Pseudolarix* (B) ist der derbe, fest angewachsene Flügel so lang wie die Fruchtschuppe, in seiner Form genau ihrer Hälfte entsprechend; er deckt das Mikropylar-Ende des Samens kappig, nur wenig nach innen herumgreifend; der größte Teil der Unterseite ist von der Flügelhaut frei.

Ist bei den erwähnten Gattungen die Flügelform im wesentlichen konstant, so sind bei *Pinus* charakteristische Unterschiede in den Sektionen vorhanden. Zunächst ist zu bemerken, daß meist (nicht z.B. bei Arten der Sektion *Strobus*) die Flügelhaut außen auf dem Samen dem stärkeren Dickenwachstum des Samens nicht folgt, sondern zerrissen wird; es sind dann von ihr nur noch Reste am Rande des Samens außen vorhanden. Ferner wird meist der Rand der Flügelhaut ± stark verdickt, so daß dieser Rand den Samen zangenförmig umgreift. Nun ist diese

Zange meist leicht ablösbar (fast immer bei Untergattung *Diploxyylon*, Fig. 158 F), fest verbunden mit dem Samen bleibt sie bei Sekt. *Cembra* und *Strobus*. Schon oben wurde erwähnt, daß bei einer Anzahl von Arten mit schweren, großen Samen der eigentliche Flügel ± rudimentär ist. Bei *P. cembra* fehlt der Flügel ganz, die Flügelhaut umzieht außen als ± breites dünnes Band den Samen; dieses Band zeigt nach innen zu unregelmäßige Ränder von der Zerreißung der Flügelhaut her, der größere Teil der Aufenseite des Samens ist von der Flügelhaut frei. Bei den verwandten *P. koreana* und *P. Armandi* bleibt dagegen die Flügelhaut außen auf dem Samen unverletzt und bedeckt ihn dort völlig, nach innen nicht herumgreifend, bei *P. Armandi* am Rande etwas verdickt und oben (der Mikropyle gegenüber) in ein ganz kleines Spitzchen ausgezogen. Bei *P. Lambertiana* aus der *Strobus*-Gruppe und Verwandten bleibt die den Samen nur außen deckende Flügelhaut gleichfalls völlig erhalten; hier ist ein gut ausgebildeter Flügel vorhanden, der mit dem Samen fest verbunden ist, der Rand ist verdickt. Die Verdickung des Randes tritt besonders bei *P. excelsa* hervor, wo sie an der Basis des eigentlichen Flügels in eine verhärtete Spitze ausgeht (G, H).

**Bestäubung.** Die Bestäubung findet durch den Wind statt, wobei die Massenentwicklung des Pollens ihre Rolle spielt (vgl. oben bei dem Kapitel über die ♂ Blüte). Der Pollen kann bei den empfängnisfähigen Blüten direkt zur Mikropyle gelangen, da die Schuppen des Zapfens dann auseinanderweichen; später schließen sie, wie erwähnt, infolge ihres Wachstums in Länge und Dicke wieder zusammen. Bei *Abies* z. B. »fällt der Pollen auf die etwas gewölbten, in ihrem hinteren Teil stark abschüssigen Deckschuppen, rollt auf ihnen an den Rändern der Fruchtschuppe hinab und gelangt auf diesem Wege an den Mikropylenlappen, von dem er wie von einer hohen Hand aufgefangen wird« (Kirchner). Bei *Picea* und *Pinus* wird der herabrollende Pollen von den Fruchtschuppen zur Samenanlage geleitet. Zum Festhalten des Pollens dient die an der Mikropyle ausgesonderte Flüssigkeit, deren Ausscheidung aber hier nicht so auffallend wie bei *Taxus* und *Cephalotaxus* ist (nähtere Angaben und Literatur vgl. bei *Taxaceae*). Die

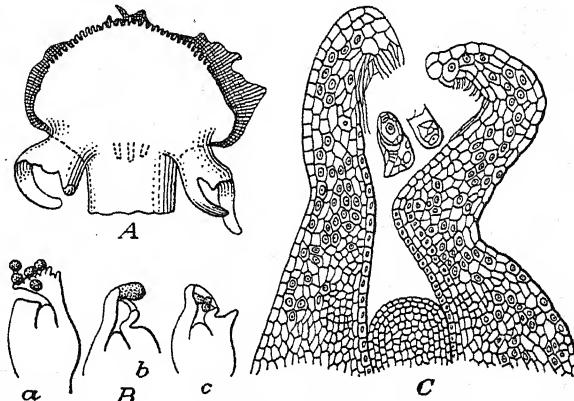


Fig. 159. Ausgestaltung der Mikropyle. A Junge Fruchtschuppe von *Pinus parviflora* mit den beiden Samenanlagen, hinter ihr (schraffiert) die Deckschuppe. B Samenanlage von *Larix*, a Längsschnitt, nectariferöse Mikropyle mit Pollenkörnern, b Schema für die Veränderung des Mikropylarlappens, der schrumpfende Teil schraffiert, c Längsschnitt, die Pollenkörner sind durch die Schrumpfung des Lappens in die Mikropyle gelangt. C *Pseudotsuga taxifolia*, Längsschnitt durch die Samenanlage nach der Bestäubung, im oberen Raum Pollenkörner. (A und B nach Goebel, Organographie der Pflanzen III. Teil, C nach Lawson, in Ann. of Bot. XXIII.)

Ausbildung der Mikropyle ist eigenartig; im Gegensatz zu *Taxus* oder den Cupressaceen mit ihrer röhrligen Mikropyle besitzen die Pinaceen »Zangenmikropyle« oder »Narbenmikropyle« (vgl. Goebel, Organogr. der Pflanzen 2. Aufl. [1923] 1550—1553). Die Form der Zangenmikropyle ist am verbreitetsten (*Abies*, *Pinus*); der Mikropyle-Rand ist ungleichseitig, die der Zapfenachse zugewandte Seite ist höher und rechts und links in zwei lange, dünne Fortsätze ausgezogen. Goebel meint, daß diese wohl an der Flüssigkeitsausscheidung beteiligt sind, doch wirken sie nicht mit bei der Überführung der Pollenkörner auf den Nucellus, wie es bei der Narbenmikropyle der Fall ist. Letztere findet sich z. B. bei *Larix*. Die stärkere Entwicklung des der Zapfenseite zugekehrten Teiles der Mikropyle tritt hier noch mehr hervor als bei *Pinus*, aber die seitlichen Auswüchse fehlen; vielmehr ist die Mikropyle mit Papillen versehen, die die Pollenkörner festhalten; der Mikropyle-Lappen ist also narbenähnlich ausgebildet. Dieser schrumpft dann auf seiner Innenseite ein und krümmt sich nach innen, wodurch die Pollenkörner in den Mikropylarkanal gelangen. Nach Lawson (Ann. of Bot. XXIII [1909] 164) ist ähnlich bei *Pseudotsuga* die eine Seite der Mikropyle (nach der Fruchtschuppe zu) dicht über dem Nucellus scharf einwärts gebogen und richtet sich dann wieder auswärts (Fig. 159). Es entstehen so in der Mikropyle 2 Kammern; in der oberen ist der Rand nach der Bestäubung einwärts gekrümmt, und hier finden sich die Papillen, die keine Zellen, sondern Auswüchse der Außenwände der Epidermiszellen sind. Die Pollenkörner werden in der oberen Kammer festgehalten und liegen oft den haarförmigen Papillen dicht an; hier beginnen auch die Pollenkörner auszutreiben. Später krümmt sich die ganze Mikropyle-Region nach der Fruchtschuppe zu durch stärkeres Wachstum der entgegengesetzten Seite.

### Embryologie.

**Wichtigste Literatur:** W. Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen (Leipzig 1851). — E. Strasburger, Die Coniferen und die Gnetaceen, mit Atlas von 26 T. (Jena 1872); Über Zellbildung und Zellteilung (Jena 1875); Die Angiospermen und die Gymnospermen (Jena 1879); Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen, Histol. Beiträge Heft IV (1892). — C. Sokolowa, Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques Gymnospermes, in Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou N. S. IV, 1890 [1891] 446—497, T. 11—13. — W. C. Blaizeff, Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. IX (1891) 280—286, T. 18; XI (1893) 196—201, T. 12. — J. B. Farmer, On the occurrence of two prothallia in an ovule of *Pinus silvestris*, in Ann. of Bot. VI (1892) 213—214. — H. H. Dixxon, Fertilization of *Pinus silvestris*, in Ann. of Bot. VIII (1894) 21—34, T. 3—5. — H. Blackman, On the cytological features of fertilization and related phenomena in *Pinus silvestris*, in Phil. Trans. Roy. Soc. London 190 (1898) 395—426, T. 12—14. — Charles J. Chamberlain, Oogenesis in *Pinus Laricio*, in Bot. Gaz. XXVII (1899) 268—280, T. 4—6. — W. Arnolde, Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen IV. Was sind die »Keimbläschen« oder »Hofmeisters-Körperchen« in der Eizelle der Abietineen? Flora LXXXVII (1900) 194—204. — H. O. Juel, Die Tetradeiteilung in der Samenanlage von *Larix*, in Jahrb. wissensch. Bot. XXXV (1900) 626—638, T. 15. — W. A. Murrill, The development of the archegonium and fertilization in the Hemlock Spruce (*Tsuga canadensis*, Carr.), in Ann. of Bot. XIV (1900) 553—607, T. 31—32. — Margaret C. Ferguson, The development of the pollen-tube and the division of the generative nucleus in certain species of Pines, in Ann. of Bot. XV (1901) 193—223, T. 12—14; The development of the egg and fertilization in *Pinus Strobus*, in Ann. of Bot. XV (1901) 435—479, T. 23—25; Contributions to the life history of *Pinus*, with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes, and fertilization, in Proc. Wash. Ac. Sc. VI (1904) 1—202, T. 1 bis 24. — C. E. Allen, The early stages of spindle-formation in the pollen-mother-cells of *Larix*, in Ann. of Bot. XVII (1903) 281—311, T. 14—15. — K. Miyake, On the development of the sexual organs and fertilization in *Picea excelsa*, in Ann. of Bot. XVII (1903) 351—372, T. 16—17; Contribution to the fertilization and embryogeny of *Abies balsamea*, in Beih. Bot. Centralbl. XIV (1903) 134—143, T. 6—8. — W. C. Coker, On the spores of certain Coniferae, in Bot. Gaz. XXXVIII (1904) 206—213. — R. B. Thomson, The megasporangium membrane of the gymnosperms. Univ. Toronto Biol. Ser. no 4 (1905). — M. C. Stopes und K. Fujii, The nutritive relations of the surrounding tissues to the archegonia in Gymnosperms, in Beih. Bot. Centralbl. XX, 1. Abt. (1906) 1—24, T. 1. — N. Johanna Kildahl, Development of the walls in the proembryo of *Pinus Laricio*, in Bot. Gaz. XLIV (1907) 102—107, T. 8—9. — A. A. Lawson, The gametophytes and embryo of *Pseudotsuga Douglasii*, in Ann. of Bot. XXIII (1909) 163—180, T. 12—14. — J. M. Coulter und Ch. J. Chamberlain, Morphology of Gymnosperms (Chicago 1910; 2. Auflage 1917). — Kiichi Miyake und Kono Yasui, On the gametophytes and embryo of *Pseudolarix*, in Ann. of Bot. XXV (1911) 639—647. — A. H. Hutchinson, The male gametophyte of

*Abies*, in Bot. Gaz. LVII (1914) 148—153; On the male gametophyte of *Picea canadensis*, in Bot. Gaz. LIX (1915) 287—300, T. 15—19; Fertilization in *Abies balsamea*, Bot. Gaz. LX (1915) 457—472, T. 16—20; Embryogeny of *Abies*, Bot. Gaz. LXXVII (1924) 280—288, T. 17—20. — J. T. h. B u c h - h o l z , Suspensor and early embryo of *Pinus*, in Bot. Gaz. LXVI (1918) 185—228, T. 6—10; Polyembryony among *Abietinae*, in Bot. Gaz. LXIX (1920) 153—167; Embryo development and polyembryony in relation to the phylogeny of Conifers, in Amer. Journ. of Bot. VII (1920) 125—145. — Z. W o y c i c k i , Einige Beobachtungen über Prothallien und Archegonien bei *Larix dahurica* Turez. und *L. europaea* DC., in Acta Soc. Botan. Poloniae I no 3 (1923) 149—164, T. 2—4. —

Durch die grundlegenden Untersuchungen Hofmeisters ergab sich, daß die Gymnospermen ebenso wie die höheren Kryptogamen einen typischen Generationswechsel besitzen, daß also im Lebenszyklus der Art ein Sporophyt und ein Gametophyt, eine ungeschlechtliche und eine geschlechtliche Generation, im regelmäßigen Wechsel gebildet wird. Wie schon bei einer Reihe von Kryptogamen der Gametophyt (das Prothallium) ein äußerlich wenig hervortretendes Gebilde ist, so ist dies noch mehr bei den Gymnospermen der Fall, und erst die vergleichende Untersuchung der Gruppen mit ihren Reduktionen und Entwicklungstendenzen konnte eine Homologisierung der bei der Befruchtung und Embryobildung in Frage kommenden Organe ermöglichen. Eine Anzahl höherer Kryptogamen ist auch schon wie die Gymnospermen heterospor, das heißt der Sporophyt erzeugt Mikrosporen, aus denen ein ♂ Prothallium, und Megasporen, aus denen ein weibliches Prothallium hervorgeht. Der wesentliche Fortschritt der Gymnospermen und der Embryophyten (oder Siphonogamen, Phanerogamen) überhaupt beruht auf der Ausbildung von echten Samen und auf dem Modus der Befruchtung. Der Übergang vom Wasserleben zum Landleben bei den Kryptogamen brachte eine fortschreitende Sterilisierung der Gewebe des Sporophyten mit sich, zugleich in fortschreitender Entwicklung eine Vergrößerung und einen Ausbau des Sporophyten im Gegensatz zum Gametophyten, der auf dem Stadium des Prothalliums stehen blieb, und die Bildung großer Mengen von ungeschlechtlichen Sporen beim Sporophyten, die wesentlich zur Vermehrung der Individuenzahl beitragen, während aus dem Gametophyten, dem Prothallium, im allgemeinen nur ein Embryo, ein neuer Sporophyt hervorgeht. Dabei ist bei den Pteridophyten derjenige Modus der Befruchtung noch überall beibehalten, der für die wasserbewohnenden Vorfahren angemessener erscheint, nämlich die Befruchtung eines Eies durch bewegliche Spermatozoiden, die nur durch Vermittlung von Flüssigkeit möglich ist. Erst die Gymnospermen sind in diesem Sinne wahre Landpflanzen: der Pollenschlauch befördert den ♂ Kern zum Ei. In ihrer phylogenetischen Bedeutung sind hier die Vorgänge bei den Cycadeen, die auch sonst als primitivste Typen der Blütenpflanzen anzusehen sind (von den ausgestorbenen *Cycadofilices* abgesehen), und bei *Ginkgo* von höchstem Interesse: es werden noch Spermatozoiden erzeugt, die direkt zum Archegonium gelangen, und der Pollenschlauch dient nur zur Befestigung und zur Ernährung; die Flüssigkeit, in der die Spermatozoiden schwimmen, erzeugt aber die Pflanze selbst. Durchaus charakteristisch ist die Samenbildung. Die Megaspore (Embryosack) bleibt mit dem sie hervorbringenden Sporophyten im Zusammenhang, das ♀ Prothallium bleibt in der Megaspore eingeschlossen, und erst wenn in ihr ein neuer Sporophyt, der Embryo, angelegt ist, fällt der reife Same ab. Dessen Umhüllung, die Samenschale, gehört also der vorigen Sporophyten-Generation an, das Nährgewebe (Prothallium) gehört zum Gametophyten, und der Embryo ist der neue Sporophyt. Die Homologien sind demnach folgende: Pollensack = Mikrosporangium, Pollenkorn = Mikrospore (Prothallium rudimentär oder O); Nucellus = Megasporangium, Embryosack = Megaspore, Nährgewebe (Endosperm) = ♀ Prothallium.

1. Bildung der Mikrosporen (Polenkörner) und Entwicklung des ♂ Gametophyten. Die Bildung der Mikrosporangien geht aus von einer unter der Epidermis gelegenen Zellschicht des Stam.; durch perikline Teilungen entsteht eine primäre Wandschicht und eine primäre sporogene Schicht. Die Zellen der ersten teilen sich mehrfach periklin, so daß mehrere (4—5) Wandschichten entstehen; von ihnen nimmt die äußerste auch später an der Wandbildung des Sporangiums teil, die inneren stellen das sog. Tapetum dar. Aus der sporogenen Zellschicht entsteht durch Teilung ein sporogenes Gewebe, dessen Zellen schließlich das Stadium der Sporen-Mutterzellen erreichen. Das Tapetum bildet zu dieser Zeit eine Hülle inhaltsreicher Zellen, die zur Ernährung des sporogenen Gewebes dienen; bei der Reifung verschwindet allmählich das Tapetum vollständig.

Das reife Sporangium hat dann also nur zwei Wandschichten, die Epidermis und die übriggebliebene darunter gelegene Zellschicht. Die Epidermis, deren Zellen Verdickungsleisten aufweisen, stellt nach Goebel (Flora XCII [1902] und Organographie der Pflanzen) ein Exothecium dar (vgl. auch bei Cycadaceen und Ginkgoaceen). Die Sporenmutterzellen bilden durch Teilungen (oft nicht simultan, wie bei den Angiospermen, sondern durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen) die Tetraden der Mikrosporen (Pollenkörner) aus. Letztere besitzen zwei Häute, eine dicke Exine und eine dünne Intine; erstere ist am dicksten an der Seite, wo die Prothalliumzellen entstehen.

Unsere Kenntnis der Entwicklung des ♂ Gametophyten geht von den Arbeiten von Belajeff und Strasburger aus; es hat sich bei den späteren Untersuchungen an den verschiedenen Gattungen gezeigt, daß die Vorgänge überall im wesentlichen sich in

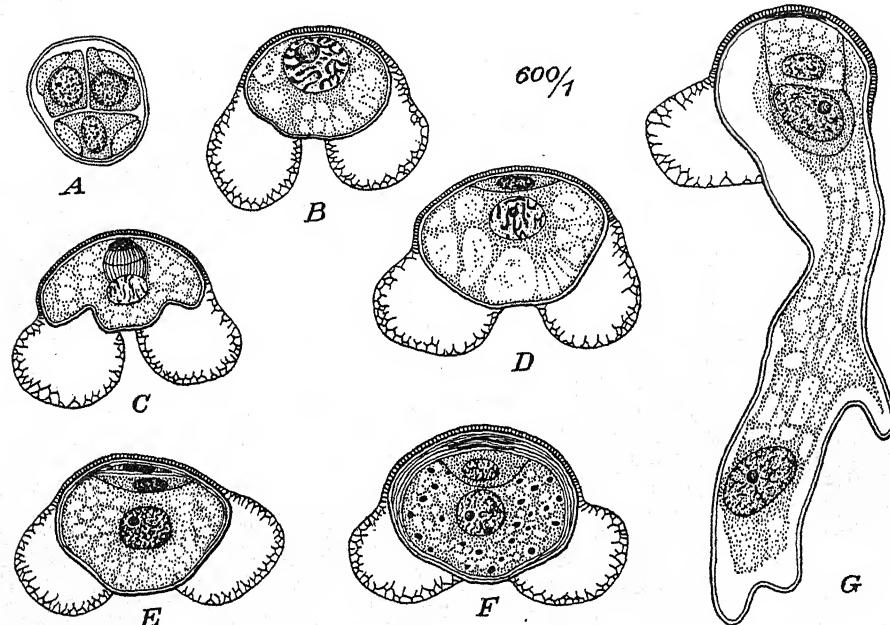


Fig. 160. Entwicklung des ♂ Gametophyten bei *Pinus laricio*. A Pollentetrad. B Geflügeltes Pollenkorn. C Teilung des Kernes, Bildung der Prothalliumzelle. D Erste Prothalliumzelle abgeschnitten. E Pollenkorn mit Kern und zwei Prothalliumzellen. F Die Prothalliumzellen degenerieren, die generative Zelle (oben) gebildet. G Auswachsen des Pollenschlauches; der Schlauchkern an seiner Spitze, oben die Körperzelle und die Stielzelle. Vergr. 600. (Nach Coulter und Chamberlain, Morphol. of Gymnosperms [1910] 273.)

gleichartiger Weise abspielen (Fig. 160). Zunächst teilt sich der Zellkern im Pollenkorn, und es wird eine große Zelle mit großem Kern und eine kleine linsenförmige, an der Wand des Pollenkorns gelegene Zelle gebildet, die bald desorganisiert; dann wird noch eine ähnliche zweite desorganisierende Zelle abgeschnitten. Diese beiden kleinen Zellen stellen die vegetativen Zellen (Prothalliumzellen) des ♂ Gametophyten dar; das Prothallium ist also auf das äußerste reduziert (bei den Cupressaceen fehlen diese Zellen überhaupt, vgl. dort). Die durchschnittliche Zahl der Zellen ist zwei, gelegentlich kommen auch nur eine oder drei vor. Die große Zelle im Pollenkorn teilt sich bald weiter, und es entstehen so 1. die generative Zelle nach den Prothalliumzellen zu und 2. die größere Schlauchzelle, die zum Pollenschlauch auswächst, wobei die Exine zerrißt wird; das den Kern umgebende vakuolige Plasma enthält Stärkekörper. Sobald sich die vegetative Schlauchzelle zum Pollenschlauch verlängert, tritt der Kern (vegetativer Kern) in diesen ein und wandert zur Spitze. Die generative Zelle teilt sich in die Stielzelle (nach den Prothalliumzellen zu) und in die Körperzelle, die primäre spermatogene Zelle. Der Pollenschlauch dringt durch das Gewebe des Nucellus vor, bis er ein Archegonium erreicht, wobei er sich etwas verzweigen kann. Die Körperzelle rundet sich ab, wird von der Stiel-

zelle frei und wandert in den Pollenschlauch ein; ihr folgt der Kern der Stielzelle, der dann an der Körperzelle vorbeigeht und sich neben den vegetativen Kern lagert. Kurz vor der Befruchtung teilt sich der Kern der Körperzelle wiederum; die Teilkerne, die meist ungleiche Größe haben, sind meist nicht durch eine Wand getrennt; für *Tsuga* wird

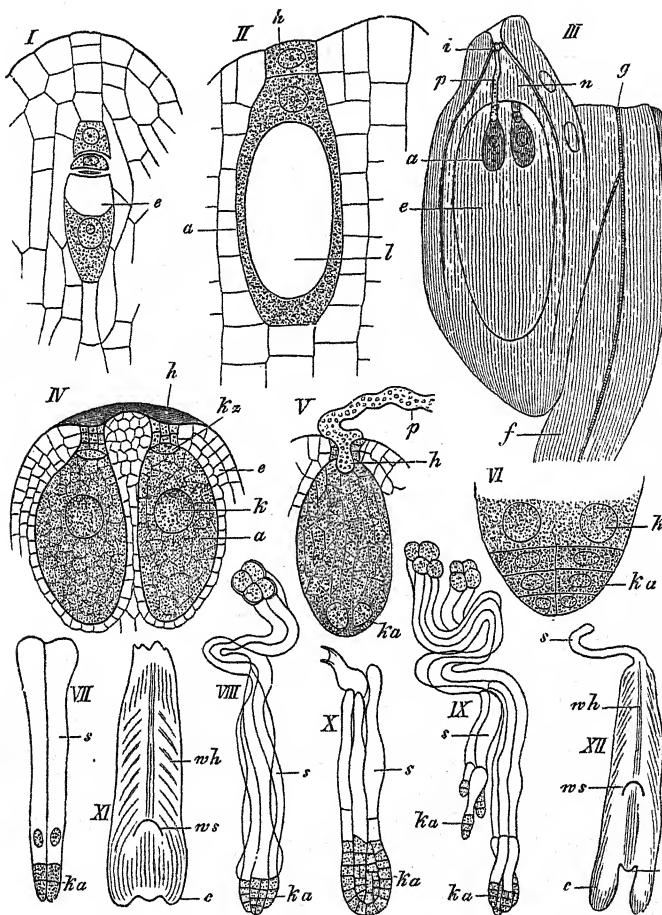


Fig. 161. Entwicklung des Embryosackes und der Archegonien, Befruchtung und Embryobildung bei Pinaceen. **I** Der Nucellarscheitel von *Larix europaea*, die Anlage des Embryosackes zeigend. Über dem Embryosack zwei seiner Schwesterzellen, mit ihm zusammen von einer Embryosackmutterzelle stammend. (Vergr. 430 mal). **II** Das junge Archegonium von *Abies canadensis* bald nach der Anlage der Halszelle. **III** Eine junge Samenanlage und ein Teil der Fruchtschuppe, der sie aufsitzt, von *Abies canadensis*. Längsschnitt. **IV** *Picea excelsa*. **V** Scheitel des Embryosackes mit zwei reifen Archegonien. **VI** Ein Archegonium kurz nach der Befruchtung, im hinteren Ende des Eies vier Zellkerne (nur 2 zu sehen). **VI** Das hintere Ende des Eies mit drei Etagen von je vier Zellen und vier freien Kernen (k) über demselben. **VII-XII** Keimentwicklung bei *Pinus pumilio*, **VII**, **VIII** und **X** 50 mal, **IX** 30 mal, **XI** 25 mal, **XII** 12 mal vergr. Es bedeutet *e* der Embryosack (Megaspore), *a* das Archegonium, *h* der Archegoniumhals, *l* das Zellumen, *i* das Integument, *p* der Pollenschlauch, *n* der Nucellus, *f* die Fruchtschuppe, *g* das Gefäßbündel, *ka* die Kanalzelle, *ka* die Embryoanlage, *k* der Zellkern, *ws* die Wurzelspitze, *wh* die Wurzelhaube, *c* Kotyledonen, *v* Vegetationskegel des Stammes, *s* Suspensor. (Nach Handzeichnungen von Strasburger, E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 48.)

die Bildung von zwei ungleichen Zellen angegeben. Auch der Umriß der Körperzelle kann gegen das umgebende Plasma undeutlich sein. Es liegen somit nunmehr vier Kerne (resp. Zellen) am Ende des Pollenschlauches, der vegetative Kern, der Stielzellkern und die beiden aus der Körperzelle hervorgegangenen Kerne (oder Zellen), die die ♂ Kerne sind, und von denen einer die Befruchtung vollzieht. Über die Zeitdauer der einzelnen Phasen

der Entwicklung sei folgendes bemerkt. Bei *Pinus* geht die Bestäubung und Befruchtung in zwei aufeinanderfolgenden Vegetationsperioden vor sich. Zur Zeit der Bestäubung im Frühjahr enthält das Pollenkorn neben den Prothalliumzellen die generative Zelle und die Schlauchzelle, die erste Teilung ist also erfolgt; nun wächst im Sommer der Pollenschlauch langsam, und es erfolgt bei einigen Arten die Teilung der generativen Zelle in Stiel- und Körperzelle, bei anderen Arten findet diese Teilung erst im nächsten Frühjahr nach langem Stillstand der Entwicklung statt; dann folgt die Bildung der ♂ Zellen und die Befruchtung. Bei den anderen Gattungen genügt eine Vegetationsperiode für Bestäubung und Befruchtung. Im Pollenkorn sind zur Zeit der Bestäubung meist schon Stielzelle, Körperzelle und vegetativer Kern vorhanden, bei *Pseudotsuga* findet die Teilung in Stiel- und Körperzelle beim Beginn des Auswachsens des Pollenschlauches statt.

2. Bildung der Megaspore (Embryosack) und Entwicklung des ♀ Gametophyten. Die Bildung der Megasporen-Mutterzelle wird dadurch kenntlich, daß sich eine tiefer im Nucellus gelegene Zelle durch ihre Vergrößerung auszeichnet.

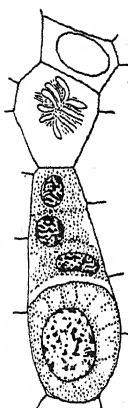


Fig. 162. Zelltetrade aus der Megasporen-Mutterzelle bei *Pinus laricio*. Die Megaspore beginnt sich zu vergrößern, die anderen Zellen beginnen zu degenerieren, 666/1. (Nach Coulter and Chamberlain, Morph. of Gymnos., S. 257.)

Um die wachsende Mutterzelle differenziert sich eine Zone von nährstoffreichen Zellen (»spongy tissue«), die bis zur Endospermbildung persistiert und bei der Ernährung der Megaspore eine Rolle spielt. Die Mutterzelle teilt sich in eine Tetradie von Zellen, die in einer Reihe untereinander liegen. Die unterste dieser vier Zellen wird zur Megaspore (Embryosack). Bei der Bildung der Megaspore findet die Reduktion der Chromosomenzahl statt, wie zuerst Juel für *Larix* nachwies; die erste Kernteilung in der Mutterzelle ist heterotypisch, die Zahl der Chromosomen wird hierbei bei *Larix* von 24 auf 12 reduziert.

Die Entstehung des Gametophyten, des Prothalliums (Endosperm, Nährgewebe) mit seinen Archegonien in der Megaspore, ist schon von Hofmeister und Strasburger in den Grundzügen klargelegt worden; viele Einzelheiten sind in zahlreichen Arbeiten von späteren Forschern beschrieben worden. Der Kern der Megaspore teilt sich, weitere Teilungen folgen, und zwar gleichzeitig, so daß eine große Anzahl freier Kerne entstehen, etwa 256 durch 8 freie Kernteilungen. Die Megaspore vergrößert sich gleichzeitig bedeutend, ihr Plasma wird vakuolig, schließlich entsteht im Inneren eine große Vakuole, und die freien Kerne liegen in einer Cytoplasma-Schicht an der Wand des Embryosacks.

Nunmehr folgt das Stadium der Wandbildung, das mit der Ausfüllung der Megaspore durch ein zelliges Prothallium abschließt. Die Kerne liegen ziemlich gleichmäßig an der Wand verteilt; zwischen ihnen entstehen, senkrecht zur Megasporenwandung, feine Wände; dabei sind die Zellen nach innen, nach der Vakuole zu, offen (sog. Alveolen nach Sokolowa, primäre Prothalliumzellen nach Lawson). Allmählich wird die Plasma-Wandschicht dicker, die erwähnten jungen Zellwände der Alveolen verlängern sich und müssen sich nun im gerundeten Embryosack kreuzen und treffen, so daß Zellen, die im Längsschnitt dreieckig sind, entstehen. Die noch nach innen offengebliebenen Alveolen verlängern sich weiter, und diejenigen, die schließlich in der Mitte des Embryosackes zusammentreffen, werden durch Wände an ihrem offenen Ende geschlossen. Dann finden in den geschlossenen Alveolen freie Kernteilungen statt, denen Querwandsbildung folgt. Damit ist die Ausbildung der permanenten Prothalliumzellen erreicht. Einzelne Zellen an der Oberfläche des Prothalliums am Ende nach der Mikropyle zu machen sich durch Vergrößerung als Archegonien-Initialen kenntlich (Fig. 163). Die Initiale teilt sich zunächst durch eine perikline Wand in die äußere primäre Halszelle und die innere zentrale Zelle, die einen stark vakuoligen Inhalt gewinnt. Die primäre Halszelle teilt sich durch eine antikline Wand in zwei Zellen, und dieser Teilung folgen weitere. Die Zahl der Halszellen am Archegonium ist bei den Gattungen variabel, häufig sind 8 Zellen in 2 Lagen vorhanden (bei *Tsuga* 2—4 Halszellen, bei *Pinus* 4—8, bei *Picea* bis 4—8 Lagen mit je 2—4 Zellen in einer Lage, bei *Abies* bis 3—4 Lagen mit je 4 Zellen in der Lage).

Die Zahl der Archegonien im Prothallium ist gering, bei *Pinus* meist 3 (1—5), bei *Abies* meist 2 (1—4), bei *Picea* meist 4 (2—7). Da die an das Archegonium angrenzenden Prothalliumzellen stärker wachsen als die Halszellen, so bildet sich über dem Archegonium eine Einsenkung, die Archegoniumkammer.

Die Zentralzelle nimmt bald an Größe zu, und um sie herum differenziert sich aus dem Prothallium eine Schicht plasmareicher Ernährungszellen; diese Zellen sind besonders dadurch ausgezeichnet, daß die der Zentralzelle (oder dann der Eizelle) anliegenden Wände verdickt und getüpfelt sind. Die Zentralzelle (und später die Eizelle) enthält viele Nährstoffe; es finden sich in ihr Protein-Vakuolen, die Ähnlichkeit mit Zellkernen haben und Proteinkörper und Stärke enthalten (Hofmeisters Körpchen). Früher wurde angenommen, daß es sich um Zellkerne handelt; Arnoldi beschrieb sogar, daß der Inhalt der der Zentralzelle anliegenden Zellen mit den Kernen durch die Tüpfel in die Zentralzelle hinüberwandert. Diese Beobachtungen sind von späteren Forschern nicht bestätigt worden.

Die Zentralzelle teilt sich nach weiterem Wachstum in die kleine Bauchkanalzelle und die große Eizelle. Normal degeneriert die erstere im allgemeinen bald; bei *Tsuga* bleibt sie ziemlich lange erhalten, in anderen Fällen ausnahmsweise; ihr Kern kann dann so groß wie der des Eies werden. Bei *Abies balsamea* fand Hutchinson sogar, daß der Kern der Bauchkanalzelle befruchtet werden und sich in vier Zellen teilen kann. Es ergibt sich aus diesen Fällen, daß die Bauchkanalzelle ein Homologon der Eizelle ist; normal tritt sie nicht in Funktion. Der Eikern liegt zuerst in der Nähe der Halszellen, dann vergrößert er sich stark und wandert zur Mitte des Eies.

Zur Zeit der Ausbildung des Endosperms verdickt sich die Membran der Megaspore und wird schließlich in zwei Schichten differenziert; bei *Pseudotsuga* ist sie nur im unteren Teil der Megaspore kräftig entwickelt, nach oben zu (in der Gegend der Basis der Archegonien) wird sie dünner und schließlich ganz unkenntlich (bei *Tsuga* läuft sie gleichmäßig um die Megaspore herum). Thomson, der die Megasporen-Membran der Gymnospermen vergleichend untersuchte, sieht in der starken Membran bei den Pinaceen einen primitiven Charakter; bei den Taxodiaceen und Cupressaceen ist die Membran viel schwächer entwickelt.

**Befruchtung.** Wenn der Pollenschlauch bei seinem Vordringen die Megasporen-Membran erreicht hat, durchdringt er sie unmittelbar oder flacht sich auf ihr ab und durchdringt sie nur mit einem schmalen Ast. Der Schlauch erreicht den Hals des Archegoniums, drückt die Halszellen zusammen und kommt in Kontakt mit dem Ei. Gewöhnlich werden dann alle vier im Pollenschlauch vorhandenen Körper (2 männliche Zellen resp. Kerne, Stielzellkern und vegetativer Schlauchkern) in das Cytoplasma des Eies entleert, wobei auch noch etwas Plasma und Stärke übertreten kann. Ein nicht in Funktion tretender ♂ Kern und die beiden anderen Kerne

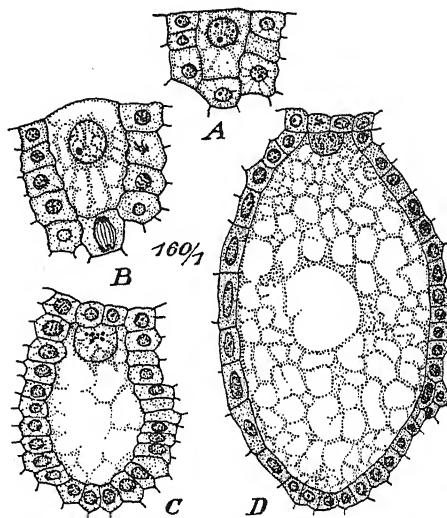


Fig. 163. Entwicklung des Archegoniums bei *Pinus strobus* aus einer Oberflächenzelle, 160/1. (Nach Margaret C. Ferguson, in Ann. of Bot. XV.)

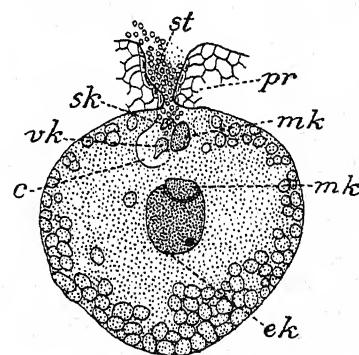


Fig. 164. Befruchtung bei *Pinus strobus*. Der ♂ Kern *mk* in Kontakt mit dem Eikern *ek*. Oben *mk* zweiter ♂ Kern; *st* Stärke, *pr* Prothallium, *sk* Stielkern, *vk* vegetativer Kern des Pollenschlauches, *c* Cytoplasma des Pollenschlauches. (Nach Ferguson, Ann. of Bot. XV [1901].)

bleiben in der peripherischen Region des Ei-Cytoplasmas und werden dort allmählich desorganisiert, der funktionierende ♂ Kern wandert direkt zum Eikern in der Mitte der Eizelle. Bei der Fusion drückt der ♂ Kern die Haut des ♀ Kernes einwärts, und beide Kerne können noch einige Zeit lang unterschieden werden.

Entwicklung des Embryos. Bei der Entwicklung des Embryos bis zum fertig ausgebildeten Samen sind zwei Perioden zu unterscheiden. Zuerst wird ein wenigzelliger Proembryo am Grunde des Eies entwickelt, dann wird durch lange Suspensorzellen der Proembryo in das Gewebe des Endosperms vorgestossen, und der eigentliche Embryo entsteht dann aus der Spitze des Proembryos.

Aus dem befruchteten Eikern gehen durch zwei Teilungen vier Kerne hervor, die noch in der Mitte des Eies liegen und dann an die Basis des Eies sinken, wo sie in einer Reihe gelegen sind. Wiederum folgt eine Teilung, und beim Übergang zum 8-Kernstadium

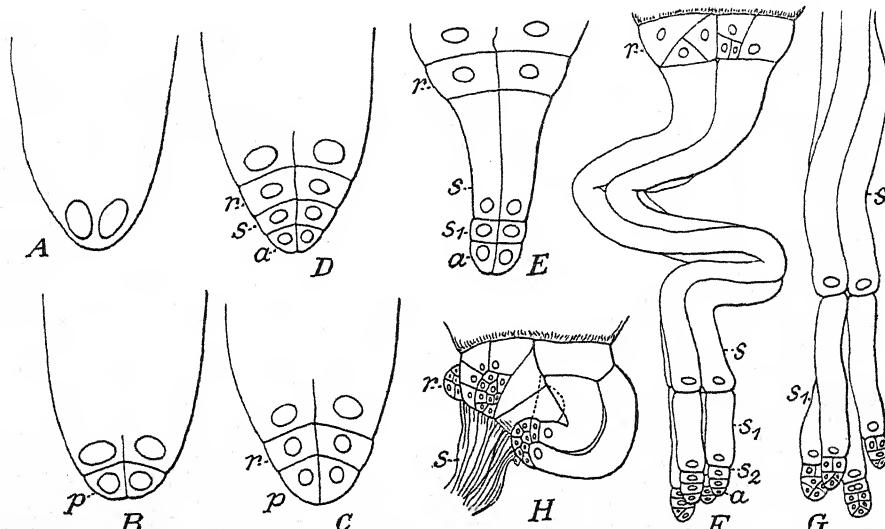


Fig. 165. Entwicklung des Embryos bei *Pinus*. A-D Entstehung des Proembryos. E Beginn der Suspensor-Verlängerung. F Beginn der Spaltung der vier Embryonen. G Späteres Stadium. H Entwicklung von Rosetten-Embryonen. *p* Unterste Zellage des Proembryo, die Initialzellen der vier Embryonen; *r* Zellage, aus der die Suspensorschläuche entstehen, in den Figuren F-H die Suspensorschläuche; *s* Rosettenzellen; *a* Spitzenzellen; *s<sub>1</sub>* sekundäre Suspensorzellen. (Nach Buchholz, in Amer. Journ. of Bot. VII [1920].)

werden dann Wände gebildet, und zwar so, daß die unteren vier Kerne ganz von Wänden umgeben werden, während in der oberen Schicht die Wände nach oben, nach dem Ei-Cytoplasma, fehlen. Dann wird die obere Schicht noch zweimal geteilt, so daß der fertige Embryo aus vier Schichten besteht, drei Schichten (12 Zellen) ganz umwandelter Zellen und einer obersten Schicht von nach oben zu offenen Zellen. Die unterste bildet den eigentlichen Embryo, die folgende verlängert sich zu den Suspensorschläuchen, die dritte ist die sogenannte Rosettenschicht (vgl. unten); die oberste Schicht wird allmählich desorganisiert, schon in jüngeren Stadien der Suspensorverlängerung ist sie nicht mehr zu finden. Die weitere Entwicklung geht bei *Pinus*, welche Gattung zunächst beschrieben sei, folgendermaßen vor sich. Die Suspensorzellen verlängern sich außerordentlich, wobei sie immer ungeteilt bleiben, und werden gewunden schlauchförmig; sie schieben die Proembryo-Spitze, die den eigentlichen Embryo bildet, aus der Eizelle in das Endosperm hinein. Nach der Befruchtung tritt unterhalb der Eizelle Stärke auf. Wenn der Embryo sich vom Ei in das Endosperm vorschreibt, wird durch ein Enzym eine korrodierende Wirkung auf das Gewebe ausgeübt, so daß eine Höhlung entsteht, in die der sich verlängernde Suspensor hineinwächst, wobei er sich vielfach windet. Da die Höhlung auch ohne Embryo-Entwicklung (bei unbefruchteten Eiern) entsteht, muß das Enzym zunächst wenigstens vom Archegonium ausgehen, die Erweiterung der Höhlung kann dann auf Rechnung

eines vom Embryo entwickelten Enzyms zu setzen sein. Jede der vier Zellen bildet bei *Pinus* einen Suspensor-Schlauch, und die Basalzellen beginnen sich zu teilen zur Embryobildung; von den oberen von diesen Teilzellen (nach dem Suspensor-Schlauch zu) verlängern sich einige bedeutend, unterstützen also, zwischen dem eigentlichen Embryo und dem Suspensor gelegen, den letzteren in seiner Funktion (sekundäre Suspensorzellen). Von den 4 Zellen der untersten Lage des Proembryo bildet nun jede einen eigenen Embryo aus, der Zellkomplex, der aus ihr entsteht, mit seinem primären und sekundären Suspensor trennt sich von den anderen und wird selbstständig zu einem jungen Embryo. Die vier Embryonen treten in Wettbewerb, und das geschieht auch zwischen den Embryonen, die aus den anderen Archegonien hervorgehen; schließlich siegt normal einer von allen Embryonen im Wettstreit, und zwar gewöhnlich der, der den längsten Suspensor hat, und wird zum vollentwickelten Keimling des Samens. Über die sekundären Suspensorzellen ist noch zu bemerken, daß sie sich ausgewachsen ebenso wie die eigentlichen Suspensorzellen nicht mehr teilen; in jungem Zustande aber können sie sich der Länge nach teilen, so daß dann unter dem eigentlichen Suspensor mehrere stark verlängerte sekundäre Suspensoren vorhanden sind, die den Eindruck von wirklichen Suspensoren hervorrufen können; da an ihrer Spitze natürlich nur eine Embryoanlage ist, kann dieser Zustand zur falschen Deutung Anlaß geben, als ob bei *Pinus* etwa die vier Suspensoren des Proembryo nur einen Embryo ausbilden, wie öfters angegeben wird; in der Tat gehen aus einem Ei immer vier Embryonen hervor. Was das Schicksal der oben erwähnten Rosettenzellen des Proembryo anbetrifft, so weist Buchholz für *Pinus*-Arten nach, daß die Rosettenzellen sich teilen und rudimentäre Embryonen bilden (Fig. 165 H), so daß das normale Produkt eines Archegoniums 8 Embryonen sind. Da nun bei *Pinus* bis zu 6 Archegonien vorkommen, so ist die theoretische Höchstzahl der Embryonen 48. Gewöhnlich werden aber nur 2—3 Archegonien befruchtet. Schließlich gelangt nur ein Embryo zur vollen Reife. Die Embryonen werden bei *Pinus* aus einer Spitzenzelle gebildet; solche Spitzenzellen sind schon die vier Zellen der unteren Schicht des Proembryo, denn jede dieser Zellen ist eine Initiale für einen selbstständigen Embryo; nach Abtrennung der sekundären Suspensorzellen treten bei der Bildung des eigentlichen Embryo an der Spitzenzelle, die längere Zeit kenntlich ist (bis zum 500—700-Zellenstadium des Embryo), ± schräge Wände auf.

Die Polyembryonie, wie sie bei *Pinus* vorhanden ist, ist von doppelter Art, einmal kommt sie durch Spaltung zustande, indem aus dem Proembryo im Ei mehrere Embryonen hervorgehen (vier bei *Pinus*), dann dadurch, daß mehrere Archegonien vorhanden sind. Letztere einfache Polyembryonie ist in allen Gymnospermen-Gruppen zu beobachten, die Polyembryonie durch Spaltung ist nicht häufig. Die übrigen Gattungen der Pinaceen verhalten sich gegenüber *Pinus* folgendermaßen: Bei *Cedrus* und *Tsuga* trennen sich ebenfalls durch Spaltung vier Embryonen, doch hängen sie etwas länger zusammen; bei *Tsuga* verschrumpfen die Suspensor-Schläuche bald, auch die Rosettenzellen, die keine Rosetten-Embryonen bilden, sind kurzlebig. Bei *Abies* können sich die Rosettenzellen gelegentlich teilen; oft entsteht aus dem Ei nur ein Embryo, die Spitzenzelle ist dann also von Anfang an eliminiert, doch ist noch zu bemerken, daß sich die vier Zellen der Proembryo-Schicht verschieden stark teilen; nicht selten aber kommt es auch zur Bildung von vier Embryonen durch Spaltung, wobei vier Embryonen das 8- oder 16-Zellstadium erreichen, ehe ein Embryo im Wettbewerb allein weiterentwickelt wird. Von *Abies balsamea* und einigen anderen amerikanischen *Abies*-Arten berichtet Buchholz, daß keine Rosettenzellen und keine Suspensorzellen gebildet werden. Der Proembryo hat also nur 2 Schichten, eine untere, die einen oder mehrere Embryonen bildet, und eine obere, nach oben zu offene Zellschicht. Die unteren primären Embryozellen teilen sich quer; wenn Spaltung herrscht, entstehen dann also mehrere Längsreihen von Zellen, von denen sich einzelne als Ersatz für den Suspensor verlängern, oder bei einem Embryo bleiben die vier Reihen zusammen; dann folgen auch Längswände zur Bildung eines oder mehrerer Embryonen.

Bei *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* sind keine Spitzenzellen vorhanden, aus dem Archegonium entsteht nur ein Embryo. Bei *Picea* und *Larix* bleiben die Rosettenzellen ungeteilt; bei *Pseudotsuga* fehlen die Rosettenzellen, ferner ist bemerkenswert, daß sich die oberste Schicht der umwandeten Zellen zum Suspensor verlängert.

#### Keimung und Jugendstadien.

Literatur: H. Schacht, Der Baum (1860). — G. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen I (1885) 535—635. — A. Dagouillon,

Recherches morphologiques sur les feuilles des Conifères, in Rev. Génér. de Bot. II (1890). — A. Burgerstein, Über das Verhalten der Gymnospermen-Keimlinge im Lichte und im Dunkeln, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. XVIII (1900) 168—184. — H. Schenck, Über Jugendformen der Gymnospermen, speziell von *Larix europaea* DC., in Verh. naturhist. Ver. Rheinl. Westf. L (1898) Sitzungsber. 27—38. — R. Hickel, Graines et plantules des Conifères, in Bull. Soc. Dendr. de France (1911) 13—115, 134—204. — K. Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl. I (1913) 383—387. —

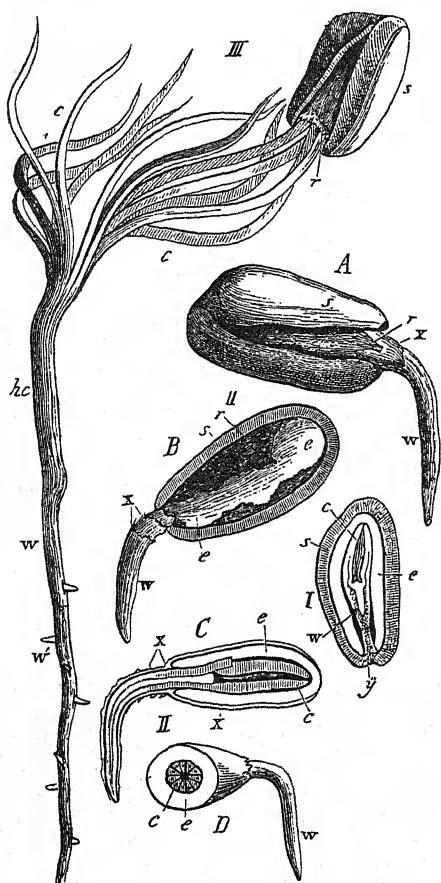


Fig. 166. Keimung von *Pinus pinea*. I Längsschnitt durch den Samen, bei  $\gamma$  das Mikropyle-Ende. II Beginnende Keimung, Austritt der Wurzel; A zeigt die gesprengte Samenschale  $s$ ; B zeigt das Nährgewebe  $e$  nach Wegnahme der einen Schalenhälfte; C Längsschnitt des Nährgewebes und des Keimes; D Querschnitt desselben bei beginnender Keimung. III Ende der Keimung. c Kotyledonen, w Hauptwurzel, hc Hypokotyl, w' Nebenwurzeln, e Nährgewebe, s Samenschale. (Nach Sachs, Lehrbuch; E. P. I. Aufl. II. 1. p. 51, Fig. 24.)

Resten des Embryosackes zusammenhängt. Die Radicula, in ihren oberen Teilen lebhaft sich bei der Keimung streckend, drängt das Zellgewebe aus dem Samen heraus, dehnt dasselbe stark, von ihm als Hülle umgeben. Beim weiteren Wachstum reißt der oben mit dem Samen noch in Verbindung stehende Teil der Hülle, einige Fetzen bleiben am Samen (vgl. Fig. 166 x), die jetzt losgelöste Hülle der Wurzel zerfällt sehr schnell in ihre Fäden. Nimmt man bei jungen Keimlingen die Hülle ab, bemerkt man, daß auch darunter an der Hauptwurzel selbst eine Ablösung ihrer peripherischen Schichten der ganzen Länge nach erfolgt. Hauptsächlich die beiden äußeren Zellschichten, welche an der Wurzelspitze in das

Bei der Keimung durchbricht zuerst das Wurzelende die Samenschale und wird durch Verlängerung der Achse herausgeschoben; die absteigende Wurzel verlängert sich rasch, und bald treten an ihr Seitenwurzeln hervor; damit ist der Grund zu dem Wurzelsystem gelegt, dessen Hauptwurzel als mächtige Pfahlwurzel oft dauernd erhalten bleibt. Nach dem Hervortreten der Wurzel strecken sich auch die Kotyledonen und schieben ihren unteren Teil mit der zwischen ihnen liegenden Stammknospe heraus; sie bleiben aber mit ihrem oberen Ende noch so lange im Nährgewebe, bis dieses ausgesogen ist. Dann wird die Samenschale abgeworfen, die Kotyledonen breiten sich in einen Kreis gestellt aus, das bis dahin knieförmig gebogene Hypokotyl streckt sich. Die Terminalknospe zwischen den Kotyledonen gibt dem dauernd durch Jahrestriebe verlängerten Hauptstamm den Ursprung, der niemals mit einer Blüte abschließt. Der Typus der Keimung ist also nach dem Schema von Klebs: Hauptwurzel vom ersten Austritt aus dem Samen an lebhaft wachsend; das Hypokotyl schafft die Kotyledonen aus dem Samen über die Erde; Wurzelhals nicht oder relativ wenig verdickt. Über das Wachstum der Wurzel des Keimlings gibt Klebs noch folgende Beobachtungen: »Im Zusammenhange mit der bekannten geringen Wurzelhaarbildung tritt häufig die Erscheinung einer Häutung der Hauptwurzel ein. Schon bei dem ersten Heraustreten der jungen Keimwurzel von *Pinus Pinea* beobachtet man, daß dieselbe von einer lockeren, weißlichen Hülle umgeben ist, welche sich sehr bald in zahllose einzelne Zellfäden auflöst. Diese erste Hülle röhrt von dem Zellgewebe her, welches in Form einer mächtig entwickelten Wurzelhaube den Pleromscheitel der Wurzel im Samen bedeckt und am anderen Ende mit den

Gewebe der Wurzelhaube übergehen, lösen sich, indem sie sich in ihre einzelnen Zellreihen spalten, welche in Form von schleimigen langen Fäden die Wurzel umhüllen.«

Von dem erwähnten Typus der Keimung macht nach H i c k e l *Keteleeria* eine Ausnahme, indem die Keimung hypogäisch ist; die Kotyledonen (2—4) bleiben im Nährgewebe eingeschlossen, verlängern aber ihre Basis außerhalb des Samens in der Erde.

Bemerkenswert ist die schon länger bekannte, von B u r g e r s t e i n näher untersuchte Tatsache, daß die Keimlinge der Coniferen (das gilt für alle Gruppen der Coniferen, nicht aber für *Ginkgo*) im Dunkeln, selbst bei vollständigem Lichtabschluß, ergrünen, und zwar sowohl die Kotyledonen wie das Hypokotyl; die Intensität der Farbgebung ist verschieden, am stärksten ist sie bei den Cupressaceen ausgeprägt, dagegen werden z. B. bei *Larix* die Kotyledonen nur gelbgrün.

Die quirlig gestellten Kotyledonen sind schmal linealisch; ihre Zahl schwankt bei den Gattungen und auch bei den einzelnen Arten. Bei *Abies* kommen 5—8 Kotyledonen vor (*A. alba* 3—7, mittlere Länge ca. 2 cm), bei *Picea* 3—11 (*P. excelsa* 6—10, Länge 12 bis 15 mm), bei *Tsuga* 3—4, bei *Larix* 4—8, bei *Cedrus* 9—11, bei *Pinus* 5—18 (*P. silvestris* 4—7, meist 6, Länge bis 2 cm, *P. cembra* 8—14, Länge bis 3 cm, *P. excelsa* 8—12, *P. Coulteri* 10—14, *P. Sabiniana* 12—18 [die höchste beobachtete Zahl]).

Die Primärnadeln des ersten oder auch noch des zweiten Jahrestriebes unterscheiden sich von den Nadeln der späteren Triebe; am auffallendsten ist dieser Unterschied der Jugendform bei *Pinus*. Bei *Abies alba* entwickelt sich im ersten Jahr über den Kotyledonen nur ein Kreis von Blättern, die kürzer als die Kotyledonen sind und dicht über ihnen stehen, dann wird eine Endknospe mit Schuppenblättern gebildet, die am Grunde des nächstjährigen Triebes, der dann spiraling gestellte Blätter trägt, persistieren; die Kotyledonen bleiben mehrere Jahre erhalten. Die Kotyledonen tragen die Spaltöffnungen auf der Oberseite, die kurzen Primärblätter auf der Unterseite. Bei *Keteleeria* bleiben, wie oben erwähnt, die Kotyledonen unter der Erde; das Stämmchen, das über der Erde erscheint, trägt zunächst schuppenförmige Blätter, die allmählich in die normale Form übergehen; im ersten Jahr wird eine Höhe von 6—8 cm erreicht, ehe eine Endknospe gebildet wird. Bei *Picea* entwickelt sich schon im ersten Jahr ein mit spiraling Blättern besetzter Stammtrieb, die Kotyledonen vertrocknen schon im ersten Sommer. Auch bei *Pinus* werden bei der jungen Pflanze zunächst an den Trieben nadelförmige Primärblätter entwickelt. *Pinus silvestris* bildet im ersten Jahr über den Kotyledonen nur eine beschuppte Winterknospe aus oder auch vorher noch eine Anzahl spiraling gestellter, linealischer, an den Rändern fein gezähnelter Primärblätter. Im zweiten Jahr bringt der neue Trieb zunächst wieder Primärblätter hervor, die dann allmählich in kurze, dreieckige, braune Schuppen übergehen; in den Achseln der oberen Blätter entstehen Knospen, die sich zu den mit Nadelpaaren besetzten Kurzzweigen entwickeln. Vom dritten Jahre an werden am Haupttrieb nur noch Schuppenblätter mit axillären Kurzzweigen erzeugt. Bei *P. pinea* dauert die Entwicklung von Primärblättern mehrere Jahre an. Bei *Larix decidua* wird die Hauptachse im ersten Jahre einige Zentimeter lang; auf die im Herbst abfalligen Kotyledonen folgen spiraling eine Anzahl von Nadeln, in deren Achseln zum Teil Seitenknospen stehen. Die oberen Nadeln dauern bis zum nächsten Jahre aus (vielleicht weist diese Persistenz bei der Jugendform darauf hin, daß das Abwerfen der Blätter bei *Larix* eine sekundäre, erworbene Eigenschaft ist). Im zweiten Jahre können die Seitenknospen des erstjährigen Triebes zu kleinen, büschelig benadelten Kurzzweigen auswachsen; das Hauptstämmchen wächst wieder einige Zentimeter und bildet dann eine Endknospe; in den Achseln der Blätter stehen wieder Seitenknospen. Im Herbst fallen alle Blätter ab bis auf die oberen des zweiten Triebes. Im dritten Jahre entwickeln sich Nadelbüschel aus den Seitenknospen des ersten und zweiten Triebes; einige Knospen des zweiten Triebes können auch zu Langzweigen auswachsen, so daß dann die weitere Verzweigung der Pflanze eingeleitet ist.

**Geographische Verbreitung.** Vgl. die allgemeine Einleitung zu den Coniferen. Die *P.* sind über die ganze nördliche Hemisphäre verbreitet bis in die subarktischen Gebiete rings um den Pol; nach Süden überschreitet nur die Gattung *Pinus* auf den Sunda-Inseln den Äquator. Die Südgrenze geht in der Alten Welt durch die Kanaren und das Mittelmeergebiet (in Nordafrika *Abies* und *Cedrus*, sonst *Pinus*), Himalaya, Bhutan, Assam, Siam, Sumatra, Java, Borneo, Philippinen (*Pinus*). In Amerika wird die Südgrenze in

Westindien (*Pinus*) und in Guatemala erreicht (*Abies religiosa*, *Pinus Montezumae*). Die größte Artenzahl wird in Ostasien und im pazifischen Nordamerika entwickelt, *Pinus* ist auch artenreich in Mexiko vertreten. Gattungen von geringer Artenzahl sind *Pseudolarix* und *Keteleeria* (nur in China), *Pseudotsuga* (pazif. Nordamerika und Ostasien), *Tsuga* (Nordamerika, Ostasien bis Himalaya), *Cedrus* (vom Himalaya bis Nordafrika mit weit getrennten Arealen der Arten). Weit verbreitet und artenreicher sind *Larix*, *Picea*, *Abies* und besonders *Pinus*; einzelne Arten sind waldbildend über ungeheuer weite Gebiete ausgedehnt (vgl. bei *Larix* und *Picea*).

**Verwandtschaftliche Beziehungen.** Vgl. die allgemeine Einleitung zu den Coniferen.

**Fossiles Vorkommen** (R. K r ä u s e l). Die Pinaceen reichen sicher bis in die Untere Kreide zurück, dürften aber noch älter sein. So gibt N a t h o r s t für den Rhät-Lias von Schonen abietineähnliche Samen und Pollen an. Oft ist es nicht möglich, die Fossilien bestimmten Gattungen einzureihen, sie wurden daher früher meist als *Pinites* bezeichnet. Diese »Gattung« umfaßte also Zweige, Blätter, ♂ Blüten, Zapfen, Samen und auch Hölzer. Pinaceenzapfen an beblätterten Zweigen bezeichnet S e w a r d (Foss. Pl. 4 [1919] 370) als *Pityites*, weiter sind gebräuchlich die Namen *Pityanthus* Nathorst für ♂ Blüten, *Pityostrobus* Nath. (*Pinostrobus* Stopes) für ♀ Zapfen, *Pityolepis* Nath. für einzelne Zapfenschuppen, *Pityospermum* Nath. für Samen, *Pityocladus* für beblätterte (Kurz-) Triebe, *Pityophyllum* für einzelne Nadeln und *Pityosporites* für Pollenkörper. *Pityites cirensis* (Solms-Laub.) Seward umfaßt Zweige und Zapfen aus dem oberen Jura von Franz-Josephs-Land, *Pityocladus*-Arten finden sich ebenfalls schon im Jura, *Pityocladus longifolius* Nath. auch im schwedischen Rhät. Der älteste *Pityostrobus*-Rest dürfte *P. dejectus* (Carruth.) Seward aus dem Kimmeridge von Dorsethires sein. Seward (a. a. O. 381) geht in der Benutzung des Namens *Pityostrobus* zu weit, indem er auch Zapfen hierherstellt, die mit Sicherheit lebenden Gattungen zugewiesen werden können. *Pityosporites antarcticus* Seward aus 74° südlicher Breite (Rhät?) dürfte mit Pinaceen nichts zu tun haben. Die Formen der unteren Kreide weichen häufig von den lebenden ab, man kennt z. B. Mittelformen von *Pinus* und *Cedrus*. Andere lassen sich dagegen lebenden Gattungen zuweisen. Noch mehr gilt dies für das Tertiär, wo die Familie im wesentlichen die heutige Gliederung, wenn auch mit stark abweichenden Verbreitungsgebieten, erreicht hat. Im Quartär tritt dann eine Beschränkung des Areals, namentlich in Europa, ein. Über einige ausgestorbene Formen zweifelhafter Stellung vgl. S. 403.

**Verwendung.** Bei der Hochwüchsigkeit vieler Arten und dem Massenvorkommen, teils im natürlichen Bestande, teils in forstlicher Kultur sind die Pinaceen die wichtigsten Lieferanten für Werkholz jeder Art und für Brennholz. Die Bedeutung einzelner Arten für bestimmte Länder ist nicht nur durch die Güte des Holzes, sondern auch durch den Reichtum der Bestände und die Möglichkeit leichter Kultur bedingt. Im systematischen Teil wird auf die wirtschaftlich wichtigsten Arten hingewiesen.

Einzelne Arten liefern in ihren Samen Nahrungsmittel (vgl. bei Arve und Pinie).

Produkte von großer technischer Wichtigkeit sind ferner die von den Pinaceen stammenden Balsame und Harze. (A. T s c h i r c h, Die Harze und die Harzbehälter, 2. Aufl. (1906); W i e s n e r, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, 3. Aufl. I (1914); dort reiche Literaturangaben, besonders auch über die Chemie der Harze.) Über ihre Entstehung ist der Abschnitt »Anatomie« zu vergleichen. Der aus dem Baume meist nach Verwundung austretende Balsam (Harzsaft) wird als Terpentin bezeichnet. Dieser ist ein dünn- bis dickflüssiges Gemenge von Harz, Wasser und Terpentinöl. Letzteres ist im Terpentin zu 15—30 % vorhanden (reichlich z. B. bei *Abies alba*) und enthält als Hauptbestandteil Pinen. Der Terpentin kommt im Stamm in schizogenen Sekretbehältern vor, die sich allerdings lysigen erweitern können oder zu großen Balsamhöhlen anschwellen (T s c h i r c h); nur die Harzgallen entstehen lysigen. T s c h i r c h unterscheidet zwischen primärem und sekundärem Harzfluß; nur der letztere produziert große Harzmassen. Unter Produkten des primären Harzflusses sind solche Balsame zu verstehen, die den Ausfluß des im unverletzten Baum enthaltenen Harzsafes darstellen, die also bei einer Verwundung oder spontan direkt ausfließen und an der kleinen Wunde erstarren. Hierher gehört der Straßburger Terpentin von *Abies alba*; dieser wird gewonnen durch Anstechen von Harzgängen in der Rinde, die sich hie und da blasenförmig erweitern (Harzbeulen). Ähnlich ist die Gewinnung des edelsten Pinaceen-Balsams, des Kanada-Balsams, der von der in den nord-

östlichen Vereinigten Staaten und in Kanada heimischen *Abies balsamea* stammt. Der Kanada-Balsam ist eine frisch farblose oder gelbliche Flüssigkeit von Honigkonsistenz und bleibt auch beim Erstarren klar; als Einschlußmittel ist er in der mikroskopischen Technik von Bedeutung.

Zur Erzeugung des sekundären Harzflusses sind starke Verletzungen des Baumes notwendig (vgl. »Anatomie«); die Stämme werden mit Beilen eingehauen oder angebohrt (über die verschiedenen Methoden sind die genauen Angaben bei Tschirch zu vergleichen). Von einer ganzen Anzahl von Arten wird auf diese Weise Terpentin gewonnen. So wird besonders in Südfrankreich und in Portugal *Pinus maritima* (*P. pinaster*) ausgebeutet (Bordeaux-Terpentin), in Niederösterreich *P. laricio*, in Nordamerika *P. australis* und andere Arten, in Tirol sowie in der Dauphiné und in Piémont *Larix decidua* (Lärchenterpentin, Venezianisches Terpentin, Gloria-Harz). Terpentin wird zur Bereitung von Firnissen, Lacken, Kitten usw. verwandt, in feineren Sorten auch als Grundlage für Pflaster und Salben. Der Name Terpentin wurde im Altertum nur für den Harzsaft von *Pistacia terebinthus* gebraucht, den jetzigen »Terpentin« nannten die Alten »resina«. Der Terpentin bildet das Ausgangsmaterial für verschiedene weitere Produkte. So wird aus ihm durch Destillation das Terpentinöl gewonnen, das wie oben erwähnt in etwa 15—30 % enthalten ist. Ferner ist zu nennen das gemeine Harz (auch als Fichtenharz oder Föhrenharz, Resina Pini bekannt), das nach Abdestillieren des flüchtigen Öles aus dem Terpentin übrig bleibt. Es kann aber auch ein gewöhnliches Sammelprodukt sein, das aus dem Terpentin entsteht, wenn bei der Gewinnung das flüchtige Öl ± entweicht. Das natürliche Fichtenharz stellt gelbliche bis bräunliche Massen dar. Hierher gehört auch das Wurzelpech (Böhmen), das sich an dicken Wurzelästen der Fichte zwischen Rinde und Holz ansammelt. Ferner das Weiß- oder Wasserharz, das durch Einröhren von Wasser in schmelzendes Rohharz gewonnen wird und wegen des fein verteilten Wassers weiß erscheint; beim Lagern wird es durch Verlust des Wassers an der Oberfläche gelblich. Von Wichtigkeit ist weiter das Kolophonium, das aus dem Terpentin nach Abdestillation des Terpentinöls gewonnen wird, indem das Harz so lange durch Erwärmung flüssig gehalten wird, bis es ganz klar geworden ist, was durch Zerstörung der im Harz enthaltenen Kristalle geschieht, so daß ein amorphes Produkt entsteht. Bei Abkühlung erstarrt es dann zu muschelig brechenden glasigen Massen von hellgelblicher bis bräunlicher Farbe; je heller die Farbe ist, desto mehr ist das Kolophonium geschätzt. Die Hauptmenge des Kolophoniums liefert Nordamerika von den *Pinus*-Arten, von denen das Terpentin stammt; dann kommt auch die Produktion Frankreichs in Betracht. Das Fichtenharz und das Kolophonium finden eine vielseitige Verwendung zu Firnis, Siegellack, zum Leimen von Papier, zu Salben und Pflastern usw. Unter Burgunderpech versteht man ein Produkt, das (ebenso wie beim Weißpech) dadurch gewonnen wird, daß man Wasser in das geschmolzene Kolophonium einröhrt. Der Name Kolophonium stammt von der Stadt Kolophon in Kleinasien, in der in alter Zeit das Harz gewonnen wurde.

Durch trockne Destillation des harzreichen Holzes von Coniferen (besonders der Fichte) oder aus Harzrückständen wird Teer und Pech hergestellt.

#### Einteilung der Familie.

A. Nur Langtriebe, oder Langtriebe und Kurztriebe, dann letztere mit vielen büschelig gestellten Nadelblättern. ♂ Blüten einzeln oder selten in Infloreszenzen gehäuft.

##### I. Unterfam. Abietoideae (*Abietaceae* — *Abietoideae* — *Sapineae* Vierhapper).

a. Nur Langtriebe.

α. Zapfen aufrecht, zerfallend. Blattnarben kreisrund, keine hervortretenden Blattkissen. Deckschuppe am Fruchtzapfen entwickelt . . . . . 1. *Abies*.

β. Zapfen im ganzen abfallig, nicht zerfallend.

I. ♂ Blüten in Gruppen aus einer behüllten Knospe hervorgehend. Zapfen groß, Deckschuppe entwickelt . . . . . 2. *Keteleeria*.

II. ♂ Blüten einzeln.

1. Deckschuppe am Fruchtzapfen länger als Fruchtschuppe. Pollen ohne Flugblasen. Blattkissen kaum hervortretend . . . . . 3. *Pseudotsuga*.

2. Deckschuppe am Fruchtzapfen klein oder verkümmert. Blattnarbe auf erhabenem Polster.

- ✗ Samenflügel den Samen deckend und um ihn herumgreifend. Zapfen klein; Deckschuppe  $\frac{1}{3}$  bis fast  $\frac{1}{2}$  so lang als Fruchtschuppe. Nur ein Harzgang im Blatt . . . . . 4. *Tsuga*.
- ✗✗ Samenflügel leicht ablösbar, den Samen nur oberseits löffelförmig deckend. Zapfen größer; Deckschuppe sehr klein. Harzgänge in Blatt 2 . . . . . 5. *Picea*.

b. Langtriebe und Kurztriebe.

- α. ♂ Blüten am Ende blattloser Kurzzweige gebüschtelt. Zapfen zerfallend 6. *Pseudolarix*.

- β. ♂ Blüten einzeln am Ende von Kurzzweigen.

I. Nadelblätter einjährig; Zapfen klein, im ersten Jahr reifend . . . . . 7. *Larix*.

II. Nadelblätter mehrjährig; Zapfen groß, im zweiten oder dritten Jahr reifend . . . . . 8. *Cedrus*.

B. Langtriebe und Kurztriebe, erstere nur mit häutigen Schuppenblättern, letztere proleptisch entwickelt mit Schuppenblättern und ausdauernden Nadelblättern in bestimmter beschränkter Zahl. ♂ Blüten ährenartig gehäuft am Grunde der jungen Langtriebe. Deckschuppe am Fruchtzapfen verkümmert; Fruchtschuppe mit Apophyse; Flügel meist den Samen nur zangenförmig umgreifend und leicht ablösbar II. Unterfam. *Pinoideae*.  
9. *Pinus*.

1. ***Abies*** [Tournef.] A. Dietrich, Flora der Gegend um Berlin (1824) 793 (*Picea* D. Don in Loud. Arbor. Brit. IV [1838] 2329; *Pinus* Sectio *Abies* Endl. Syn. [1847] 112). — ♂ Blüten am Grunde von häutigen Schuppen umgeben; Antheren breit, dick, Sporangien mit Querriß aufspringend. ♀ Blüten aufrecht; Deckschuppen verschmälert zugespitzt oder abgesetzt gespitzt, oft nach der Blüte vergrößert. Zapfen dauernd aufrecht, zerfallend, die Schuppen von der stehendenbleibenden Spindel sich einzeln ablösend; Deckschuppen kürzer bis länger als Fruchtschuppe, viel schmäler als diese, mit schmaler Basis dem Nagel der Fruchtschuppe entsprechend, dann linealisch oder spatelig, nach oben in eine verschieden geformte Fläche verbreitert, ± lang verschmälert und gespitzt oder abgesetzt gespitzt bis lang grannig; Fruchtschuppen oben breit gerundet, am Grunde oft genagelt, breit keilförmig oder nierenförmig, so breit oder breiter als lang, bis halbmondförmig; Same geflügelt, Samenschale mit Harzlücken, Samenflügel mit dem Samen fest verwachsen und ihn auch unterseits teilweise umgebend, das Mikropylar-Ende also kappenförmig deckend, Kotyledonen 4—5. — Blätter oft gescheitelt oder auch rings um den Zweig gestellt oder besonders auf der Oberseite des Zweiges, meist flach und unterseits dunkelgrün, unterseits gekielt und mit bläulich- oder silberweißen Streifen von Spaltöffnungsreihen neben dem Kiel, selten auch unterseits mit Spaltöffnungen, Harzgänge 2 seitlich; Blattnarben meist kreisrund, Blätter unmittelbar am Zweige abfallend, keine hervortretenden Blattkissen hinterlassend, selten mit etwas hervorragenden, durch Furchen getrennten Blattkissen. — Typische Art *A. alba* Mill. (*A. nobilis* Dietr., *Pinus Picea* L.).

Ca. 40 Arten in Mittel- und Südeuropa, im zentralen und viele im temperierten Ostasien (südlich bis Afghanistan und Himalaya), viele auch in Nordamerika, namentlich im pazifischen, eine Art auch in Mexiko und Guatemala.

Für die Einteilung der Gattung vgl.: Engelman, A Synopsis of the American Firs (*Abies* Link), in Trans. Acad. St. Louis III (1878) 593—602. — Koechne, Dendrologie p. 13 ff. — H. Mayr, Monogr. Abiet. Japan. Reich. (1890) 30. — Patschke l. c. 642 und 767. — R. Hickel, in Bull. Soc. Dendr. France (1906) 5—18, (1907) 41—48, 82—86, (1908) 5—10, 179—185, 201—208, (1909) 18—21. — William Ramsay M'Nab, A revision of the species of *Abies*, in Proc. Roy. Irish Acad. 2. Ser. II (1877) 673—704. — Hickel unterscheidet bei *Abies* 3 Sektionen: 1. *Pseudopicea*. Die Arten besitzen etwas hervorspringende, durch Furchen getrennte Blattkissen (*A. Webbiana*, *A. homolepis*). 2. *Pseudotorreya*. Nur *A. venusta*, ausgezeichnet durch Form der Knospen und der Deckschuppen. 3. *Elate*. Die übrigen Arten. Koechne, der besonderen Wert auf die anatomischen Charaktere des Blattes (Lage der Harzgänge, Entwicklung des Hypoderms) legt, unterscheidet keine besonderen Sektionen; Patschke bezeichnet die beiden Hauptgruppen Koechnes als Sektion *Marginalis* (Harzgänge der Blätter nichtblühender Triebe an der Epidermis der Unterseite) und Sektion *Centrales* (Harzgänge der Blätter nichtblühender Triebe im Parenchym). Mayr verwendet als Haupteinteilungsprinzip die Farbe der Zapfen unmittelbar vor der Reife und unterscheidet 3 Sektionen: 1. Momi-Tannen, Zapfen grün oder gelbgrün (*A. firma*, *alba*, *venusta*, *magnifica* usw.). 2. Pindrau-Tannen, Zapfen blau, blaurot, purpur (*A. homolepis*, *Weitchii*, *Webbiana*, *pindrow*, *amabilis*, *religiosa* usw.). 3. Pichta-Tannen, Zapfen oliven- oder graugrün

(*A. sachalinensis*, *pichta*, *balsamea* usw.). Wenn auch die Zapfenfarbe ein wichtiges Merkmal ist, so ist sie doch nicht zur Haupteinteilung zu verwenden, manchmal ändert sie auch bei einer Art ab.

**A.** Harzgänge der Blätter nichtblühender Zweige an der Epidermis der Unterseite gelegen (Sekt. *Marginales* Patschke). (Hierher auch *A. pinsapo*, bei welcher Art die Harzgänge im Parenchym liegen). — **Aa.** Winterknospen spindelförmig, bis 2 cm lang, nicht harzig, Schuppen locker, alle abfallig. *A. venusta* (Douglas) K. Koch (*A. bracteata* [D. Don] Nuttall), von ganz beschränkter Verbindung in den Santa Lucia Bergen in Monterey County, Kalifornien; bis 50 m hoch; Blätter locker gestellt, gescheitelt, dünn, flach, steif, gespitzt, obereits dunkel gelbgrün, unterseits weißlich, 35—55 mm lang, bis 4 mm breit; Zapfen eiförmig-zylindrisch, oben gerundet, 7,5—10 cm lang, Fruchtschuppe dünn, gerundet, Deckschuppe meist  $\frac{2}{3}$  so lang, keilförmig, zweispitzig, zwischen den Spitzen mit lang hervorragender, kräftiger, 2,5—4 cm langer Granne (Fig. 167). — **Ab.** Winterknospen kleiner, von verschiedener Gestalt. — **Aba.** Blätter beiderseits mit Spaltöffnungsreihen, allseitig abstehend, kurz und dick.

*A. pinsapo* Boiss., in Südspanien in den Gebirgen von Westgranada, besonders der Sierra de Ronda, bestandbildend; bis 20—25 m hoch, tief bestädet, mit breit pyramidaler Krone; Blätter auch oberseits gewölbt, 8—16 mm lang, stumpflich bis stechend, dunkelgrün, Spaltöffnungsreihen nicht auffallend; Zapfen eiförmig zylindrisch, 10—13 cm lang, hellbraun, Deckschuppe viel kürzer ( $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$  so lang) als Fruchtschuppe, gerundet, mit kurzer abgesetzter Spitze. — *A. marocana* Trabut, in den Bergen südlich von Tetuan; Blätter weniger dick als bei voriger Art, Spaltöffnungen in geringerer Zahl auf der Oberseite; Harzgänge an das Hypoderm grenzend. — **Abß.** Blätter beiderseits mit Spaltöffnungsreihen, länger. *A. concolor* Lindl. et Gord., in den südwestlichen Ver. Staaten, von Süd-Oregon bis Arizona und Neumexiko, in trockenen Gebirgsgegenden, oft waldbildend; Baum, in Kalifornien bis 80 m hoch, im Inneren niedriger; Knospen stark verharzt; junge Zweige kahl; Blätter gescheitelt, beiderseits mattgrün, spitz, 5—7,5 cm lang, an fertilen Zweigen oft gekrümmt, 2—4 cm lang; Zapfen oval, oben abgerundet, 7—12 cm lang, etwas behaart, Fruchtschuppe breiter als lang, oben gerundet, nach unten zu breit keilförmig verschmälert, Deckschuppe nur halb so lang, oben abgesetzt, gezähnelt, kurz abgesetzt gespitzt. — Verwandt *A. Lowiana* Murr. in Kalifornien; Knospen leicht harzig, klein, stumpf; Blätter oberseits mattgrün, unterseits mit  $\pm$  deutlichen weißen Streifen; auch oft als Var. von *A. concolor* bezeichnet (var. *Lowiana* [Murr.] Mast., var. *lasiocarpa* Beissn.). — *A. magnifica* Murray, in Süd-Oregon und Kalifornien, in Gebirgen waldbildend; bis 80 m hoch; Blätter blau-grün, besonders an oberen und fertilen Zweigen dick, beiderseits gekielt, im Querschnitt breit rhombisch, 10—35 mm lang, die Oberseite der Zweige dicht bedeckend, dort viel kürzer als an den Seiten; Zapfen oval-zylindrisch, dick, purpurbraun, 15—22 cm lang, mit großen Fruchtschuppen, Deckschuppe  $\frac{2}{3}$  bis fast so lang als Fruchtschuppe, spatelig-lanzettlich, langsam verschmälert, gezähnelt; var. *shastensis* Lemmon, ausgezeichnet durch hervorragende Deckschuppen, diese lang schmal gestielt, dann verbreitert, oben gerundet und abgesetzt gespitzt. — *A. nobilis* Lindley, im Kaskaden-Gebirge in Washington und Oregon oft große Wälder bildend; bis 60—80 m hoch; junge Zweige behaart; Blätter nicht gescheitelt, die Zweigoberseite bedeckend, dunkel oder heller blau-grün, an jüngeren Zweigen flach, 25—35 mm lang, an älteren dicker, 12—20 mm lang; Zapfen oval zylindrisch, oben gerundet, purpur oder olivfarben, behaart, 10—12 cm lang, Fruchtschuppen fast ganz bedeckt von den zurückgeschlagenen, herausragenden Enden der Deckschuppen, diese aus spateliger Basis verbreitert, oben gerundet, gezähnelt, aus der Mittelrippe abgesetzt ziemlich lang gespitzt. — **Aby.** Blätter durchschnittlich nur unterseits mit Spaltöffnungsreihen. — **AbyI.** Deckschuppe am Zapfen nicht herausragend. — **AbyII.** Winterknospen sehr groß, rund, harzreich. *A. Webbiana* (Wall.) Lindl. (*A. spectabilis* [Lamb.] Spach), in Nord-Afghanistan und im temperierten und subalpinen Himalaya bis Bhutan (im Zentral-Himalaya bis 4000 m, in Afghanistan bei 2300—3000 m), weitverbreiteter Charakterbaum; bis über 60 m hoch; Äste abspreizend; Blätter  $\pm$  gescheitelt, 30—50 mm lang, ausgerandet bis 2 spitzig; Zapfen 15—20 cm lang, dunkelpurpurfarbig,

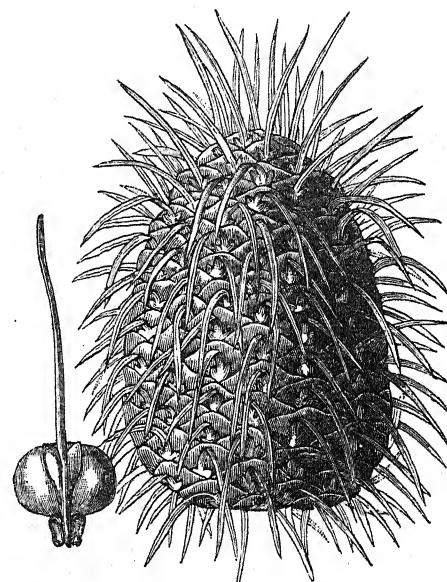


FIG. 167. *Abies venusta* (Douglas) K. Koch. Zapfen, links eine Deckschuppe und Fruchtschuppe von außen. Unter Benutzung der Abbildung in Lauchs deutscher Dendrologie, nach der Natur. Etwa um  $\frac{1}{3}$  reduziert, die Schuppe fast Naturgr. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 81.)

Deckschuppe  $\frac{3}{4}$  der Fruchtschuppe erreichend. Nächstverwandt (ofters auch als Varietät der vorigen Art angesehen) *A. pindrow* (Royle) Spach, im westlichen Himalaya, Kaschmir bis Kumaon; Krone schmal kegelförmig, Äste herabgebogen; Blätter bis 80 mm lang; Zapfen 10–13 mm lang. — **Aby.I2.** Winterknospen kleiner, von verschiedener Form. — **Ab,I2X.** Zapfen groß, bis 20 cm lang. *A. cilicica* (Ant. et Kotschy) Carr., im zilizischen Taurus, Antitaurus, Libanon; bis 30 m hoch; Blätter 15–35 mm lang, ± gescheitelt, oberseits glänzend dunkelgrün, weiße Streifen der Unterseite 7 reihig; Zapfen bis 25 cm lang, Deckschuppe ungefähr  $\frac{2}{3}$  so lang als Fruchtschuppe, diese an den Seiten mit stumpfen Haken. — *A. numidica* De Lannoy (*A. Pinsapo* var. *baborensis* Cossen), in Algier, Kabylien, Babor-Berge bei 1800–2000 m mit *Cedrus atlantica*; bis 20 m hoch; Blätter dichtgestellt, 16–22 mm lang, ± aufwärts gerichtet, stumpf oder ausgerandet, oberseits dunkelgrün, weiße Streifen der Unterseite ungefähr 10 reihig; Zapfen grünlich bis rötlichbraun, oval-zylindrisch, stumpf, 18–20 cm lang, Deckschuppe kurz, schmal spatelig, Fruchtschuppe nierenförmig, wie bei voriger Art an den Seiten stumpf hakig. — *A. amabilis* Forbes, in Gebirgen von Britisch-Kolumbien südlich bis Nord-Oregon; Baum bis 80 m hoch; Blätter oberseits glänzend dunkelgrün, unterseits silberweiß, nicht gescheitelt, stumpf, 20–30 mm lang, an der Zweigoberseite kürzer, an fertilen Zweigen spitz, öfters oberseits mit Spaltöffnungen; Zapfen dunkelpurpur, Fruchtschuppe ungefähr so lang als breit, Deckschuppe halb so lang, in eine Spalte verschmälert. — **Ab,I2XX.** Zapfen 5–10 cm lang. *A. grandis* Lindl., im westlichen Nordamerika von Vancouver-Island bis Nord-Kalifornien im Küstengebiet, ferner im Bergland von Washington, Oregon, Montana, Idaho, nicht waldbildend, im Flachland der Küstennähe bis zu 100 m hoch, im Inneren kaum über 30 m hoch; Blätter dünn biegsam, oberseits tiefrißig, dunkelgrün glänzend, unterseits silberweiß, gescheitelt, 35 bis 55 mm lang (an fertilen Zweigen 25–40 mm lang); Zapfen zylindrisch, hellgrün, 5–10 cm lang, Fruchtschuppe breiter als lang, Deckschuppe kaum halb so lang, oben abgestutzt und kurz abgesetzt gespitzt. — *A. Beissneriana* Rehder et Wilson, in China, Szechuan; bis 60 m hoch, die höchste Art Chinas; junge Zweige kahl; Blätter nicht gescheitelt, 10–30 mm lang, spitz oder stumpf, oft beiderseits mit Spaltöffnungen; Zapfen 5–8 cm, Deckschuppe  $\frac{1}{2}$  so lang als Fruchtschuppe, oben abgestutzt und kurz abgesetzt gespitzt. — *A. chensiensis* van Tiegh., in China, Schensi und W. Hupeh; 15–40 m hoch; junge Zweige kahl; Blätter ± gescheitelt, 15–40 mm lang, stumpf oder ausgerandet, am Rande leicht zurückgekrümmt; Zapfen vor der Reife gelblich, eiförmig-zylindrisch, 8–10 cm lang, Deckschuppe nur  $\frac{1}{3}$  so lang als Fruchtschuppe, rundlich, kurz gespitzt. — *A. recurvata* Masters, in Szechuan; 20–40 m hoch; junge Zweige kahl; Blätter gedreht, 10–12 mm lang, am Rande nicht gekrümmmt; Zapfen 5–9 cm lang, oval-eiförmig, purpurfarben; Deckschuppe kürzer als Fruchtschuppe, diese genagelt, an den Seiten ohrlappenförmig herabgebogen, breiter als lang. — *A. Kawakamii* (Hayata) T. Ito (*A. Mariesii* var. *Kawakamii* Hayata) auf Formosa waldbildend; bis 30 m hoch; junge Zweige dicht rostbraun behaart; Blätter stumpf bis spitzlich oder ausgerandet, 1,5–3 cm lang, an fertilen Zweigen oft nur 1 cm lang; Zapfen 7,5 cm lang; Deckschuppe  $\frac{2}{3}$  der Fruchtschuppe erreichend, am Ende rundlich verbreitert, kurz abgesetzt gespitzt, Fruchtschuppe breit gerundet, breit keilförmig nach dem Grunde verschmälert oder bis breitgezogen nierenförmig, breiter als lang. — **Aby.II.** Deckschuppe am Zapfen herausragend. — **Ab,III1.** Blätter mit den Rändern nach der Unterseite zu stark eingerollt. *A. Delavayi* Franch., in West-China, Szechuan, Yünnan, große Wälder bildend; hochwüchsig; junge Zweige kahl; Blätter 15–25 mm lang, ± gescheitelt; Zapfen dunkelviolett, oval-zylindrisch, 7–11 mm lang, Deckschuppe linealisch, nach oben rundlich verbreitert, mit abgesetzter, gekrümmter Spitze, Fruchtschuppe breit keilförmig, so lang als breit. (Von Craib wird die Szechuan-Form als eigene Art *A. Faberi* [Mast.] Craib (*Keteleeria Fabri* Mast.) abgetrennt). — **Ab,III2.** Blätter nicht stark zurückgerollt. — **Ab,III2X.** Knospen harzig. *A. Faxoniana* Rehder et Wilson in West-Szechuan, der vorigen Art nahe verwandt; junge Zweige behaart; Blätter 10–25 mm lang, am Rande nur leicht zurückgekrümmt; Zapfen 5–9 cm lang. — *A. religiosa* (Kunth) Schlechtend., die südlichste amerikanische Art, in hohen Gebirgen von Mexiko und Nord-Guatemala; hoher Baum; Blätter nicht gescheitelt, oberseits dunkelgrün, unterseits weiß gestreift, spitzlich, schmal, 15–40 mm lang; Zapfen 6–10 cm lang (nach einigen Angaben bis 18 cm), Fruchtschuppe breit gerundet, breiter als lang, herausragender Teil der Deckschuppe zurückgeschlagen, ziemlich breit, ungefähr breit rechteckig, in eine scharfe ziemlich kurze Spitze verschmälert, unterer Teil der Deckschuppe zungenförmig. — *A. cephalonica* Loudon, in den Gebirgen Griechenlands in der subalpinen Region weit verbreitet, auch auf den Inseln, waldbildend; bis 25 m hoch; Knospen stark verharzt; junge Zweige völlig kahl; Blätter fast gescheitelt oder besonders an oberen Zweigen mehr allseitig abstehend, 14–28 mm lang, zugespitzt, stachend; Zapfen 15–20 cm, zylindrisch, Deckschuppe nach oben umgekehrt herzförmig verbreitert, mit herausragender, zurückgebogener Spitze; var. *Apollinis* (Link) Beissner (*A. Apollinis* Link) kaum wesentlich verschieden durch mehr zweizeilig gestellte, spitze oder spitzliche Blätter; ebenfalls mit *A. cephalonica* zu vereinigen sind die von v. Heldreich aus Griechenland beschriebenen Arten *A. Regiae Amaliae* und *A. panachaica*. — *A. Borissii regis* Mattf.\*), im Rhodope-Berge in Bulgarien, am Olymp in Thessalien, auf Thasos; Knospen mit schwachem Harzüberzug;

\* Vgl. J. Mattfeld, Zur Kenntnis der Formenkreise der europäischen und kleinasiatischen Tannen, in Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin-Dahlem (1925) 229–246.

junge Zweige dicht weich behaart; Blätter spitz bis fast stachend oder auch stumpf. — *A. Bornmülleriana* Mattf., in Kleinasien, Bithynischer Olymp, Paphlagonien; Knospen stark verharzt; Zweige völlig kahl; Blätter bis 35 mm lang, derb, am Ende stets ausgerandet. — *A. equi trojani* Aschers. et Sint., in Kleinasien, Ida-Gebirge; Knospen schwach harzig; junge Zweige völlig kahl;

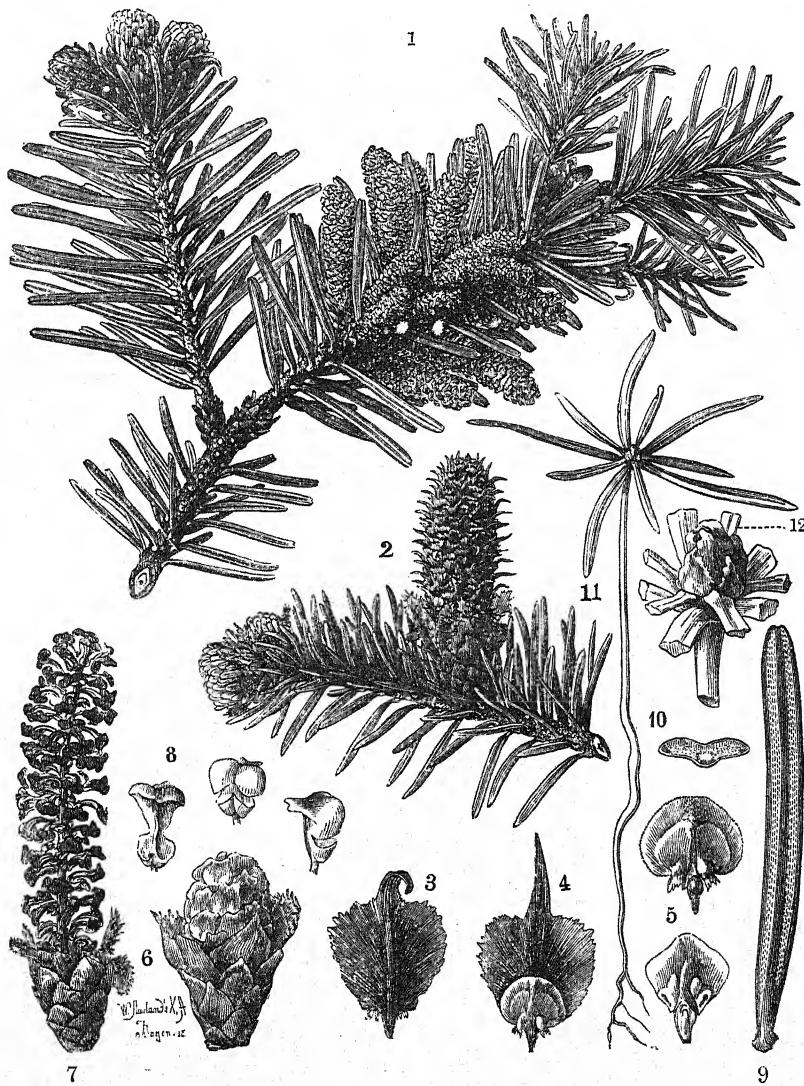


Fig. 168. *Abies alba* Mill. 1 Zweig mit ♂ Blüten. 2 Zweig mit ♀ Blüte. 3 Deckschuppe aus der Blüte von außen. 4 Dieselbe von innen mit junger Fruchtschuppe und Samenanlagen. 5 Fruchtschuppe allein (8—5 vergr.). 6 ♂ Blüte im Knospenzustand. 7 Dieselbe entwickelt. 8 Staubblätter geöffnet. 9 Blatt von der Unterseite (2/1). 10 Querschnitt. 11 Keimpflanze. 12 Stammknospe derselben, die umgebenden Blätter abgeschnitten. (Nach Willkomm, Forstl. Flora; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 82.)

Blätter meist spitz, doch auch öfters stumpf und etwas gekerbt; Deckschuppe wie bei *A. Nordmanniana*. — **Abies**  $\times$   $\times$ . Knospen nicht harzig. *Abies alba* Mill. (*Pinus Picea* L., *Abies pectinata* [Lam.] DC., *A. nobilis* Dietr., *A. excelsa* Link, Tanne, Weißtanne, Edeltanne), verbreitet in Gebirgen des mittleren und südlichen Europa, in Spanien in Katalonien, Aragonien und Navarra, durch Südost-Frankreich nach den Vogesen, in Deutschland nördlich ungefähr bis zum 51.<sup>o</sup> (im Harz nicht ursprünglich), dann durch das südliche Polen und Galizien nach dem Balkan, ferner in Unteritalien

und Sizilien, hier das südlichste Vorkommen\*); die regionale Verbreitung liegt in den Pyrenäen bei 1360—1950 m, in den Apenninen bei 800—1800 m, in der Schweiz bei 1600—1800 m, im Schwarzwald bis 1300 m; geschlossene größere Bestände kommen vor in den Pyrenäen, in Südost-Frankreich, im Jura, Schwarzwald und den Vogesen; die Tanne bleibt bis zur Höhengrenze hochwüchsig, Krüppelformen werden nicht ausgebildet; Baum mit geradem Stamm, bis 55 m (ausnahmsweise auch bis 65 m) hoch, mit pyramidaler Krone und horizontal abstehenden Ästen; Rinde weißgrau; junge Zweige bräunlich behaart, Knospen nicht harzig; Blätter ± gescheitelt, linealisch, oberseits gefurcht, glänzend dunkelgrün, unterseits mit zwei bläulich-weißen Streifen (je 5—8 Spaltöffnungsreihen neben dem Kiel), an der Spitze meist ausgerandet, in der Wipfelregion auch spitzlich, 12—28 mm lang, bis 3 mm breit, kurz gestielt, Stiel am Grunde schildförmig verbreitert; ♂ Blüten dichtgestellt axillär, 20—27 mm lang, Anthere keulenförmig, fast sitzend, Spitzchen breit und stumpf, dicke Fächer durch Querriß geöffnet, ♀ Blüten axillär, bis 6 cm lang, hellgrün, aufrecht, Deckschuppe in einen lang zugespitzten Fortsatz ausgehend; Zapfen walzenförmig, stumpf, 8—17 cm (manchmal auch bis 30 cm) lang, Fruchtschuppen breit flach gerundet, kurz gestielt, Deckschuppen linealisch-spatelig, lang gespitzt, hervorragend, Samen mit festem, verlängert dreieckigem Fügel 8—13 mm lang. Die Tanne liefert gutes Bauholz und Werkholz für Drechslerwaren, Streichhölzer, Resonanzböden für Musikinstrumente usw.; das Rindenharz ist als Straßburger Terpentin bekannt. — *A. Nordmanniana* (Steven) Spach, im westlichen Kaukasus und den angrenzenden Gebirgen Kleinasiens, bestandbildend; der vorigen Art nahe verwandt, aber noch voller und kräftiger, von dichtem Wuchs, mit tief herabreichender Krone; Blätter an jüngeren Zweigen dicht und mehrreihig, aufwärts gerichtet, an älteren unregelmäßig zweizeilig; Zapfen 12—15 cm lang, Deckschuppe nach außen zu quadratisch-eiförmig verbreitert und mit dem herausragenden, gespitzten Ende zurückgeschlagen; beliebter Parkbaum (Fig. 169). —

B. Harzgänge der Blätter nichtblühender Zweige im Parenchym gelegen (Sect. *Centrales* Patschke). — Ba. Deckschuppe am Zapfen herausragend. — Baα. Fruchtschuppe sehr breitgezogen nierenförmig bis fast mondförmig, viel breiter als lang, genagelt. *A. Veitchii* Lindl. (*A. Eichleri* Lauche), in höheren Regionen Zentral-Japans; bis 25 m hoch; Blätter nach oben gerichtet, 15 bis fast 30 mm lang, nicht gescheitelt, ausgerandet oder stumpf, unterseits mit auffallend weißen Streifen; Zapfen vor der Reife schwarzbraun bis dunkelblau, zylindrisch, am Ende verschmälert, 6—7 cm lang; Deckschuppe oben abgestumpft, mit kurzer abgesetzter Spitze. — *A. sachalinensis* Masters, auf Yezo, Sachalin, den Kurilen; bis 40 m hoch; Blätter nicht gescheitelt, schmal linealisch, 13—35 mm lang, stumpf oder ausgerandet, oberseits glänzend grün, Zapfen vor der Reife dunkelolivgrün, zylindrisch, am Ende wenig verschmälert, bis 10 cm lang; Deckschuppe obovat, zugespitzt, nach oben zu bis 1 cm breit, die hervorragende Spitze zurückgeschlagen; die var. *nemorensis* Mayr hat kürzere, nicht hervorragende Deckschuppen; ferner in West-China *A. sutchuenensis* Rehder et Wilson (*A. Fargesii* var. *sutchuenensis* Franch.) und auf Gebirgen Koreas *A. koreana* Wilson. — Baβ. Fruchtschuppe kaum breiter als lang, oben breit gerundet oder fast abgeschnitten, nach der Basis verschmälert. *A. firma* Sieb. et Zucc. (Momi, Sagamomi), im südlichen Japan, Süd-Hondo, Shikoku, Kiushiu; Blätter 15—35 mm lang, bis 3,5 mm breit, an den sterilen Zweigen scharf zweispitzig; Zapfen vor der Reife grün, eiförmig-oval, oben abgestutzt, bis 15 cm lang; Deckschuppen aufrecht, schmal, mit schmal dreieckigem, spitzem Ende hervorsteht. — *Abies Fraseri* (Pursh) Poir., in hohen Lagen des Alleghany-Gebirges, im südöstlichen Virginia, westlichen Nord-Karolina und Tennessee, oft waldbildend; 13—20 m hoch; Knospen dicht mit Harz bedeckt; Blätter an der Oberseite der Zweige gedrängt, oberseits dunkelgrün glänzend, 10—25 mm lang; Zapfen vor der Reife blauschwarz, 6 cm lang, Deckschuppen oval, breitlich, am Ende gerundet oder gestutzt, abgesetzt gespitzt, zurückgebogen, beträchtlich länger als die breiten Fruchtschuppen. — *A. squamata* Mast., in West-China; bis 40 m hoch; Borke sich in dünnen orangefarbenen Schuppen ablösend; junge Zweige schwärzlich behaart; Blätter dichtgedrängt, 16—20 mm lang, 2 mm breit, stumpf oder spitzlich, gekrümmt; Zapfen 5—6 cm lang, breit oval, violett, Deckschuppe wenig hervorragend, unten linealisch, oben breit eiförmig, gezähnelt, mit breit abfalliger, zurückgebogener Spitze; ferner in West-China *A. Fargesii* Franch. — Bb. Deckschuppe kurz, nicht herausragend. — Bba. Blattkissen etwas hervortretend, Zweige zwischen den Blattkissen mit scharfen Furchen. *A. homolepis* Sieb. et Zucc. (*A. brachyphylla* Maxim., Takemomi, Nikkomomi), verbreitet in Zentral-Japan von 800—2000 m; junge Zweige kahl, glänzend; Blätter dicht, am Zweig so gerichtet, daß eine Mittellinie freibleibt, bis 35 mm lang; Zapfen bis 9 cm lang, zylindrisch, vor der Reife purpurnviolett, schließlich braunpurpurfarben, Deckschuppe halb so lang als Fruchtschuppe, oben gerundet; var. *umbellata* (Mayr) Wilson [*A. umbellata* (Mayr)] mit vor der Reife grüngelben Zapfen. — Bbβ. Junge Zweige ungefurcht. — BbβI. Fruchtschuppe sehr breitgezogen nierenförmig, viel breiter als

\* Die Form von den Nebrodi in Sizilien beschreibt Mattei als eigene Art, *A. nebrodensis* Mattei (*A. pectinata* var. *nebrodensis* Lojacono); junge Zweige kahl; Knospen harzig; Blätter 10 mm lang, starr, stumpf, nicht deutlich gescheitelt; Zapfen klein, Fruchtschuppe nach dem Rand zu braunrot behaart, Deckschuppe spatelig, langgespitzt. Die Beschreibung erfolgte wesentlich nach Herbalexemplaren, die Art ist in Sizilien fast völlig ausgerottet, nur ein Exemplar wurde noch aufgefunden.

lang. *A. sibirica* Ledeb. (*A. Pichta* Forb., *A. Semenovii* Fedtsch.), in Nordostrußland (Archangelsk Wologda, Perm), Zentralasien, Mongolei, Amurgebiet und Kamtschatka; mittlerer Baum mit grauer Rinde; junge Zweige kahl oder kurz rauhaarig; Blätter nicht gescheitelt, sehr dicht stehend, 12–30 mm lang, kaum über 1 mm breit, stumpf oder ausgerandet, weiße Streifen aus 3–4 Spaltöffnungsreihen gebildet; Zapfen 6–8 cm lang, vor der Reife olivgrün; Deckschuppen nur  $\frac{1}{2}$  der Fruchtschuppen erreichend, aus keilförmiger Basis plötzlich in eine fast trapezförmige Fläche erweitert, oben gerundet; verwandt *A. nephrolepis* Maxim. (*A. sibirica* var. *nephrolepis* Trautv.), Mandschurei, Amurgebiet, Shensi, Korea, *A. holophylla* Maxim. von ähnlicher Verbreitung, ferner

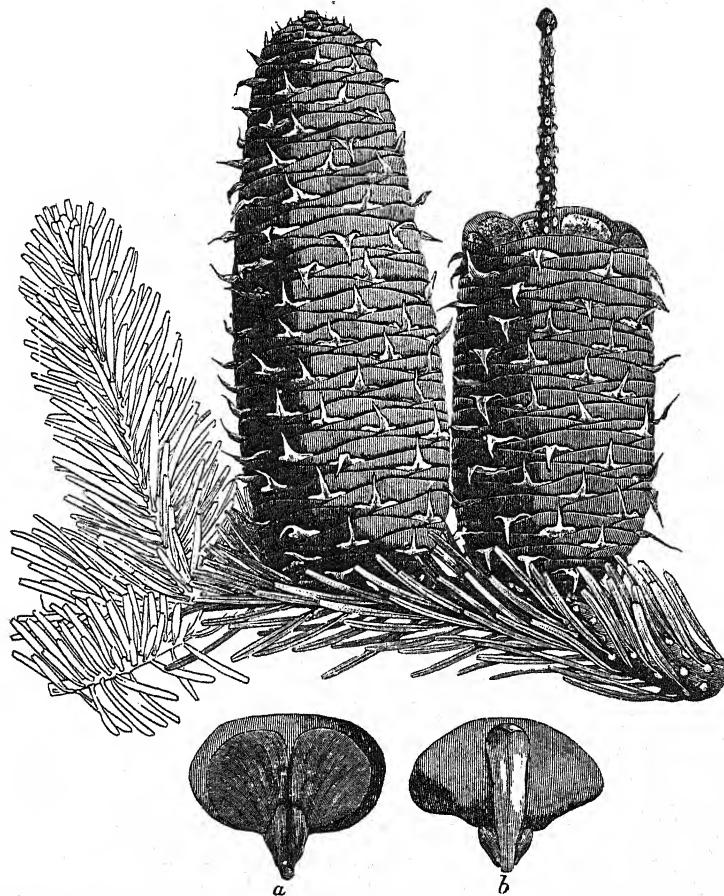


Fig. 169. Hauptfigur *Abies Nordmanniana* (Steven) Spach. Fruchzweig nach Gardener's Chronicle 1886, p. 145, beim Zapfen rechts die obersten Schuppen abgefallen gedacht,  $\frac{1}{2}$  der nat. Größe. *a* und *b* *A. alba* Mill. *a* Fruchtschuppe von innen mit den Samen. *b* Deckschuppe und Fruchtschuppe von außen, nat. Größe. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 83.)

*A. gracilis* Komar. in Kamtschatka. — Bb $\beta$ II. Fruchtschuppen nicht breiter als lang. *A. Mariesii* Mast., in Gebirgen von Hondo; junge Zweige dicht behaart; Blätter 15–25 mm lang, im obersten Drittel am breitesten, oberseits hellgrün, stark gescheitelt; Zapfen breit oval, bis 15 cm lang, dunkelblau, Deckschuppe halb so lang als Fruchtschuppe, oben breit abgeschnitten, kurz gespitzt. — *A. balsamea* (L.) Mill., Balsam-Tanne, in Labrador vom 56° südwärts, Manitoba, Saskatchewan, Kanada, nordöstliche Ver. Staaten und durch das Alleghenygebirge bis Südwestvirginia; 15–20 m hoch; Blätter stumpflich oder etwas gespitzt, oberseits dunkelgrün glänzend, 12–30 mm lang, Spaltöffnungsreihen jederseits 6–8; Zapfen oval-zylindrisch, 6,5–10 cm lang, Deckschuppe oben breit abgeschnitten und gezähnelt, kurz gespitzt; kürzer als Fruchtschuppe; aus der Rinde wird, besonders in Kanada, Kanadabalsam gewonnen, ein gelbliches Harz, das besonders in der mikroskopischen Technik gebraucht wird. — *A. lasiocarpa* (Hook.) Nutt. (*A. subalpina* Engelm.), eine Gebirgsart, von Alaska durch Britisch-Kolumbien und Alberta und durch die westlichen Ver.

Staaten bis Nord-Arizona; 25—30 m, gelegentlich bis 50 m hoch; Blätter blaugrün, auch auf der Oberseite oberhalb der Mitte mit Spaltöffnungen, stumpflich und etwas ausgerandet, 25—40 mm lang, an fertilen Zweigen dicklich und spitz, nur 13 mm lang; Zapfen oval-zylindrisch, 7—10 cm lang, Deckschuppe obovat-keilförmig, oben gerundet, gezähnelt, viel kürzer als Fruchtschuppe; verwandt *A. arizonica* Merriam in den Gebirgen von Arizona und New Mexiko.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): Die Zapfen von *Abies* sind kaum erhaltungsfähig, fossil daher nur selten zu erwarten. Die im Pliozän von Frankfurt a. M. gefundenen stehen *Abies alba* nahe. Die Zugehörigkeit *Abies*-ähnlicher, in der Unterkreide häufig gefundener Nadeln ist in den meisten Fällen unklar. »*Abietites*« Linki Römer aus dem Wealden Westdeutschlands z. B. hat mit *A.* nichts zu tun (Kräuse, Senckenbergiana 5 [1923] 89).

**2. Keteleeria** Carrière, in Rev. Hortic. (1866) 449; Traité Génér. des Conif. II. éd. (1867) 260; R. Piotta, Sul genere *Keteleeria* di Carrière (*Abies Fortunei* Murr.), in Bull. R. Soc. Toscana di Orticultura XII (1887) 3—8; A. H. Hutchinson, Morphology of *Keteleeria Fortunei*, in Bot. Gaz. LXIII (1917) 124—134, T. 7—8. — ♂ Blüten in Gruppen am verbreiterten Ende eines kurzen gemeinsamen Stiels; die Gruppen aus einer behüllten Knospe entwickelt, axillär oder an vorjährigen Zweigen terminal; Sporangien mit schiefer Querriß geöffnet, Pollen mit Flugblasen. ♀ Blüten an kurzen beblätterten Seitenzweigen terminal, aufrecht; dieses Zweiglein später einen starken Zapfenstiel bildend; Zapfen aufrecht, groß, ähnlich wie bei *Abies*, aber mit nicht abfalligen, bleibenden Fruchtschuppen; Deckschuppe ungefähr halb so lang als Fruchtschuppe; Same mit Harzlücken, groß, lang geflügelt, Flügel glänzend, derb, festsitzend, um den Samen nach innen herumgreifend, so lang als Fruchtschuppe, bei der Reife etwas über deren Rand hervorschend. — Bäume mit unregelmäßiger Verästelung. Blätter locker gestellt, Harzgänge zwei, an der Epidermis der Unterseite fast unmittelbar in den Blattecken, Blattnarben wie bei *Abies* kreisförmig. — Name nach Jean-Baptiste Keteleer, einem belgischen Züchter, geboren zu Bodeghem 1813. — Typische Art *K. Fortunei* (Murr.) Carr. —

3—4 Arten in China.

**A.** Fruchtschuppe nach oben zu verschmäler, rundlich-eiförmig, ungefähr so breit als lang, ganz kurz-genagelt, ganz kurz behaart, auf der Rückseite gestreift. *K. Davidiana* (Bertr.) Beissn. (*K. sacra* [David] Beissn., *Podocarpus sutchuenensis* Franch.), weit verbreitet in Zentral-, West- und Südwest-China bei 300—1500 m, teilweise waldbildend; 25—40 m hoch; junge Zweige kahl oder behaart; Blätter 2—5 cm lang, stumpf, ausgerandet oder spitzlich, beiderseits mit Spaltöffnungen, beiderseits glänzend dunkelgrün oder unterseits etwas glauk, beiderseits gekielt; Zapfen aufrecht, oblong, 6—15 (—20) cm lang, vor der Reife grün, dann braun; Deckschuppe schmal obovat, mit kurzen Spitze; Same mit Flügel bis 3,5 cm lang; var. *formosana* Hayata auf Formosa, Deckschuppe über der Mitte plötzlich rundlich verbreitert. Nahe verwandt, vielleicht mit *K. Davidiana* zu vereinigen, *K. Esquirolii* Léveillé, in Kwei-tschen. Ferner nahe verwandt *K. Evelyniana* Masters, in Yünnan; Blätter 4—5 cm lang, spitz; Zapfen eiförmig-zylindrisch, 5—6 cm lang, Fruchtschuppe eiförmig-oval, zurückgekrümmt, Deckschuppe aus breiter Basis langsam verschmäler.

**B.** Fruchtschuppe nierenförmig-gerundet, kahl, länger genagelt. *K. Fortunei* (Murr.) Carr. in Hongkong und Fökiens; hoher Baum; junge Zweige behaart; Blätter 25—30 mm lang, ± gescheitelt oder allseitig locker gestellt, oberseits glänzend grün, unterseits blaßgrün, an unteren Zweigen spitz, an oberen stumpf; Zapfen eiförmig-zylindrisch, 8—12 cm lang; Deckschuppe linealisch, oben gerundet, kurz abgesetzt gespitzt. — Zu *Keteleeria* gehört auch *Podocarpus Mairei* Lemée et Lev. aus Yünnan.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): *K. Löhri* Engelhardt et Kinkelin (Abh. Senckenb. Ges. 29 [1908] 216) aus dem Pliozän von Frankfurt a. M. ist mit *K. Davidiana* verglichen worden.

**3. Pseudotsuga** Carrière, Traité Gén. Conif. ed. 2 (1867) 256 (*Abietia* Kent in Weitcs Manual Conif. New Ed. [1900] 474 z. Th. [incl. *Keteleeria*]; *Tsuga* Sect. *Pseudotsuga* Eichl. in E. P. Nat. Pfl. Fam. 1. Aufl. II. 1 [1887] 80; *Abies* Sect. *Peucoides* Spach Hist. Nat. Veg. XI [1842] 423).

**Wichtigste spezielle Literatur:** F. Graf von Schwerin, Die Douglasfichte, in Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. (1922) 53—67. — A. Henry and Margaret G. Flood, The Douglas Firs, in Proc. Roy. Irish Acad. XXXV Sect. B no. 5 (1920) 67—92, T. 12—14.

Monözisch; ♂ und ♀ Blüten in den Achseln vorjähriger Blätter. ♂ Blüten länglich, zylindrisch, am Grunde von zahlreichen ansehnlichen, rundlichen Knospenschuppen umgeben; Stam. zahlreich, Antheren mit kurzem, spornartigem Spitzchen, Sporangien mit schiefer Spalte geöffnet, Pollenkörner eiförmig-kugelig. ♀ Blüten mit stark entwickelter Schuppenhülle; Zapfen im ersten Jahr reifend, hängend, nicht zerfallend; Deckschuppe viel schmäler als Fruchtschuppe, länger als diese, zweispaltig, die kräftige Mittelrippe in

eine grannenartige Spitze ausgezogen, Fruchtschuppe breit gerundet; Same ohne Harzlücken, hartschalig, geflügelt, Flügel den Samen wie bei *Larix* deckend; Keimblätter 5—8. — Hohe Bäume, Blätter ziemlich flach, mit zwei seitlichen Harzgängen; Blattkissen kaum hervortretend, Zweige fast glatt; Knospen groß, spindelförmig, spitz, mit zahlreichen Schuppen. — Name von *ψευδός* und *Tsuga* (falsche *Tsuga*). Typische Art: *P. taxifolia* (Lamb.) Britton.

7 Arten im pazifischen Nordamerika und in Ostasien.

A merikanische Arten: *P. taxifolia* (Lamb.) Britton (*Pinus taxifolia* Lamb. 1803, *Pseudotsuga Douglasii* [Lindl.] Carr., *Abietia Douglasii* [Lindley] Kent; *Pseudotsuga mucronata* [Raf.] Sudworth, Douglas-Tanne, Douglas-Fichte, Douglasie, Douglas Fir, Mula der Eingeborenen), Charakterbaum des pazifischen Nordamerikas in der Küstenregion vom südlichen Britisch-Columbia durch Washington und Oregon bis in die Küstengebirge Kaliforniens (bis Santa Lucia Range), ausgedehnte Wälder bildend, die Art verlangt Luftfeuchtigkeit und gut bewässerten, aber nicht sumpfigen Boden; der Baum wird in vielen Teilen Europas auch forstlich angebaut, da er sehr raschwüchsig ist, sein Holz ist dauerhaft und wertvoll; in Deutschland ist die Douglasie überall winterhart und als Parkbaum sehr beliebt; hoher pyramidaler Baum mit spitzer Krone, 60—80 m (nach einzelnen Angaben auch 100 m) erreichend; Rinde braun, dick, tiefgespalten; Zweige behaart oder kahl; Blätter gescheitelt oder auch mehr allseitig abstehend, 17—30, an starken Trieben auch bis 35 mm lang, gestielt, zusammengedrückt, schmal linealisch, stumpf, oberseits dunkelgrün, gefurcht, unterseits matt, mit 2 Spaltöffnungsstreifen neben dem Kiel; Zapfen bis 10 cm lang (Fig. 170), Same mit Flügel 1 cm lang. — *P. glauca* Mayr, in den Rocky-Mountains von Kolorado bis Nord-Mexiko, nicht so hochwüchsig als die Küstenart, Blätter meist kürzer und steifer, meist bläulichgrün bis hellgrün, Zapfen kürzer, 5—8 cm lang, Deckschuppen allmählich zurückgeschlagen. — *P. macrocarpa* Mayr, in Gebirgen in Südkalifornien, bis 25 m hoch, Zapfen 8—15 cm lang, Deckschuppen aufrecht. — O s t a s i a t i s c h e A r t e n, mit zweispitzigem Blattende. *P. japonica* (Shirasawa) Beissner, in Japan, Hondo, bei 700 m, wenig verbreitet; 15—20 m hoch, Zweiglein kahl; Blätter bis 2,5 cm lang; Zapfen 4—5 cm lang, Deckschuppen zurückgeschlagen, Mittelpitze relativ kurz, Seitenlappen breitlich, zahnförmig eingeschnitten. — Nahe verwandt *P. Wilsoniana* Hayata, auf Formosa, Mt. Morrison bei 3000 m; Zweige behaart, Blätter kürzer. — *P. sinensis* Dode, in Westchina, Yünnan; von *P. japonica* unterschieden durch größere Zapfen (6 cm), spitzere Seitenlappen der Deckschuppe und viel größere Samen mit längeren, schmaleren Flügel. — Nahe verwandt *P. Forrestii* Craib, in Yünnan, Blätter länger, Deckschuppen länger hervorragend als bei *P. sinensis*. —

Fossile Arten (R. Kräuse): Das fossile Vorkommen von *Pseudotsuga* ist für das Tertiär Nordamerikas, Schlesiens und Steiermarks durch Holzfunde sichergestellt, eine Zuweisung zu bestimmten Arten ist allerdings nicht möglich (vgl. S. 406).

4. *Tsuga* Carrière, Traité génér. des Conifères (1855) 185 (*Micropeuce* Gord. Pin. Suppl. [1862] 13; *Pinus* Sect. *Tsuga* Endl. Syn. Conif. [1847] 83 p. p. [incl. *Pseudotsuga*]; *Abies* sect. *Micropeuce* Spach Hist. Nat. Veg. XI [1842] 424).

Spezielle Literatur: Dorothy G. Downie, Chinese Species of *Tsuga*, in Notes R. Bot. Gard. Edinburgh XIV (1928) 13—19, T. 194.

♂ Blüten axillär, gestielt, fast kugelig oder breit zylindrisch, Stiel von zahlreichen Schuppen umgeben; Antheren mit kurzem spornartigen Spitzchen, Sporangien mit Querriß aufspringend. ♀ Blüten endständig an vorjährigen Trieben, sehr klein, aufrecht, Deckschuppe etwas kürzer als die breite Fruchtschuppe; Zapfen klein, hängend, nicht zerfallend, Fruchtschuppe gerundet, selten schmäler, oval, Deckschuppe nur  $\frac{1}{3}$  bis fast  $\frac{2}{3}$  der Fruchtschuppe erreichend, oben breit abgestutzt und gezähnelt oder etwas zweispaltig,

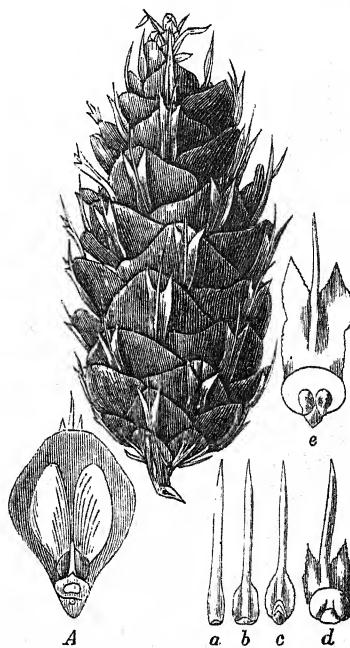


Fig. 170. *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britton. Zapfen ( $\frac{2}{3}$  nat. Gr.) A Fruchtschuppe von innen mit Samen. a—d Übergänge der Nadeln in die Fruchtblätter von der Basis der ♀ Blüte, vergr. e Fruchtschuppe und Deckschuppe aus der ♀ Blüte von innen. (Nach E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 81.)

selten verschmälert bis fast spitzlich; Same mit Harzlücken, geflügelt, Flügel zart, fast so lang als Fruchtschuppe, den Samen wie bei *Abies* deckend. — Mittlere bis hohe Bäume mit meist breitpyramidaler Krone; Blattnarbe auf erhabenem Polster, Blätter kurz gestielt, nur mit einem Harzgang unter dem Gefäßbündel. Typische Art: *T. Sieboldii* Carr. — *Tsuga* ein japanischer Name. —

14 Arten in Asien vom Himalaya bis Japan und in Nordamerika.

Sekt. I. *Eutsuga* Engelmann, in S. Watson Bot. of Calif. II (1880) 120. — Blätter flach zusammengedrückt, nur auf der Unterseite mit Spaltöffnungen; Zapfen klein, bis 3 cm lang, ellipsoidisch oder rundlich; Pollen ohne Flugblasen; 9 Arten. Amerikanische Arten: *T. americana* (Mill.) Farwell (*T. canadensis* Carr., *Picea canadensis* Link, *Pinus canadensis* L. nur in bezug auf das Synonym nach Gronovius, der Speziesname bleibt für *Picea canadensis* (L.) B. S. P. [*Picea alba* Link]; Hemlock Spruce, Spruce Pine, Hemlockstanne, Schierlingstanne), von Neu-Schottland, Quebec und Wisconsin bis Delaware und in den Alleghanies und ihrer Nachbarschaft bis Georgia und Alabama; in Deutschland winterhart, als Parkbaum sehr beliebt; Stiel der ♂ Blüte die Schuppenhülle nicht überragend; bis 25—30 m hoch, mit ausgebreiteten flatterigen Ästen, Rinde glatt, später aschgrau, anfangs braun; junge Triebe dicht zottig behaart; Blätter fast gescheitelt, stumpflich, 6—14 mm lang (an der Zweigoberseite kürzer), oberseits dunkelgrün, unterseits matt und mit zwei bläulichen Längsstreifen, am Rande meist fein gezähnelt; Zapfen 15—20 mm lang, eiförmig, grau-bräunlich, mit 15—20 fast kreisförmigen, lederigen Fruchtschuppen. — *T. Mertensiana* (Lindl. et Gord.) Carr. (*T. heterophylla* [Raf.] Sargent, der älteste Name *Abies heterophylla* Raf. unsicher); westliches Nordamerika, nördlich bis Alaska, untere Küstenregion von Washington, Oregon und Nordkalifornien; Stiel der ♂ Blüte die Schuppenhülle weit überragend; bis 50—60 m hoch; junge Triebe dicht behaart; Blätter 10—20 mm lang, stumpflich, ganzrandig oder etwas fein gezähnelt; Zapfen 20—25 mm lang; Fruchtschuppe gerundet. — *T. caroliniana* Engelm., in Virginia und Georgia; Fruchtschuppen relativ schmal, ungefähr oval; bis 25 m hoch; junge Triebe kahl oder ganz spärlich behaart; Zapfen 25—30 mm lang, Samenflügel über 1 cm lang.

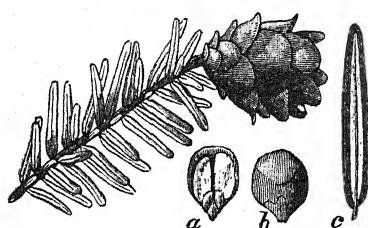


Fig. 171. *Tsuga americana* (Mill.) Farwell. Fruchzweig. a Fruchtschuppe von innen mit Samen. b Dies. von außen, am Grunde die Deckschuppe. c Blatt von unten, 2/1. (Nach E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 30.)

Hondo 400—1000 m, Shikoku 800—1400 m, Kiushiu 1000—1700 m; bis 30 m hoch; junge Triebe kahl; Blätter frischgrün glänzend, 10—17 mm lang; ♂ Blüten gestielt; Zapfen 20—25 mm lang, ziemlich lang gestielt. — *T. diversifolia* Maxim. (einh. Name Kome Tsuga, Kuro-Tsuga), in Japan, Hondo, Shikoku, in höheren Lagen als vorige; junge Triebe behaart; Blätter von sehr verschiedener Länge, 5—12 mm, oft an der Spitze breiter als am Grunde; ♂ Blüten fast kugelig, sitzend; Zapfen kurz gestielt; verwandt *T. formosana* Hayata auf Formosa, *T. chinensis* (Franch.) Pritzel, in Szechuan, *T. Wardii* Downie in Nordwest-Yünnan und Ost-Tibet, *T. calcarea* Downie in Yünnan, *T. Forrestii* Downie in Yünnan.

B. Blätter stumpf, nicht ausgerandet. *T. dumosa* (Don) Eichler (*T. Brunonianana* [Lindl.] Carr.), in der temperierten Region des Himalaya; bis 40 m hoch; junge Zweige behaart; Blätter am Rande fein gezähnelt; Zapfen 20—25 mm. — *T. yunnanensis* (Franch.) Mast., in West-Yünnan, Blätter bis 25 mm lang; Zapfen sehr breit, ungefähr 25 mm lang und ebenso breit; verwandt *T. dura* Downie in Yünnan, *T. patens* Downie in West-Hupeh. — Zweifelhafte Art: *T. Mairei* Lem. et Lév. in Yünnan.

Sekt. II. *Hesperopeuce* Engelmann 1. c. 121 (Gattung *Hesperopeuce* Lemmon, in Rep. Calif. State Board Forestry III [1890] 126). Blätter dick, auch oberseits gekielt oder konkav, beiderseits mit Spaltöffnungen; Zapfen zylindrisch-oval, 5—8 cm lang; Pollen mit Flugblasen.

Einige Art: *T. Pattoniana* (Jeffr.) Engelm. (*T. Mertensiana* [Bong.] Sargent, non *T. Mertensiana* Carr., der Name *Pinus Mertensiana* Bong. ist unsicher), im westlichen Nordamerika, Südost-Alaska, Washington, in der Sierra Nevada von 2300 bis über 3000 m; Blätter etwas sichehlförmig gebogen, rings um den Zweig gestellt.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): *Tsuga europaea* Menzel aus dem Miozän des Rheinlandes (Jahrb. Preuß. Geol. Land. Anst. 34, 1 [1913] 22) steht *T. americana* (Mill.) Farwell sehr nahe, andere mit *Picea* bzw. *Pinus* verglichenen tertären Zapfen gehören wohl auch dazu. Neuerdings hat Koslowska (Act. Soc. Bot. Polon. 1 [1923] 213) Holz und Nadeln aus dem Interglazial von Rakow zu *T. americana* gestellt. Die Gattung würde danach durch das Tertiär in Europa verbreitet gewesen und erst im späten Quartär ausgestorben sein. Ob *Pityites Solmsi* Seward aus englischem Weald mit äußerlich ähnlichen Zapfen hierher gehört, ist sehr zweifelhaft, zumal beblätterte Kurztriebe dazugezogen werden.

5. **Picea** A. Dietrich, Flora der Gegend um Berlin (1824) 794 (*Peuce* L. C. Rich. p. p.); *Abies* D. Don, in Loud. Arbor. Brit. IV [1838] 2293; *Veitchia* Lindl., in Gard. Chron. [1861] 265 [*V. japonica* Lindl. = *P. bicolor*]; *Pinus* Sectio *Picea* Endl. Syn. [1847] 112). — ♂ Blüten axillär an vorjährigen Zweigen, am Grunde von häutigen Schuppen umgeben; Antheren mit aufrechtem, breitem Spitzchen, Sporangien mit schiefem Längsriss aufspringend, Pollenkörner mit Flugblasen. ♀ Blüten einzeln an der Spitze vorjähriger Triebe, aufrecht; Zapfen meist hängend, im ersten Jahr reifend, dann im ganzen abfallend; Deckenschuppen klein und schmal, zwischen den Fruchtschuppen versteckt; diese breit, nach dem Grunde meist keilförmig verschmälert, nach oben zu seltener deutlich verschmälert, meist breit gerundet, öfters am Ende ausgerandet, gezähnelt oder ganzrandig; Same geflügelt, Flügel leicht ablösbar, den Samen selbst nur oberseits löffelförmig deckend; Kotyledonen 5—10, gebogen aufwärts gerichtet. — Bäume, oft von beträchtlicher Höhe; unter der Endknospe quirlig gestellte Knospen, aus denen sich ein Astquirl am Stamm entwickelt; weitere Verzweigung mehr gegenständig und seitlich; Blattkissen am Zweig durch scharfe Furchen getrennt, mit stark vorspringendem Fortsatz, der nach Abfall des Blattes stehen bleibt, daher entblätterte Zweige stark höckerig; Blätter mehrjährig ausdauernd (beim Trocknen der Zweige abfallend), mit 2 seitlichen Harzgängen, rings um den Zweig stehend oder unvollkommen gescheitelt, meist vierkantig (Querschnitt rhombisch) und mit Spaltöffnungsreihen auf allen vier Seiten, seltener ± flachgedrückt und nur auf der morphologischen Oberseite mit Spaltöffnungen, weißstreifige Oberseite oft durch Drehung nach unten gewendet (Bauchseite), die grüne Unterseite dann Rückenseite. — *Picea* bei Plinius Name eines Nadelholzes. — Typische Art: *P. excelsa* (Lam.) Link. —

Unggefähr 40 Arten, die größte Zahl in Ost-Asien (China und Japan), dann in Nordamerika, Nord- und Zentral-Asien (südlich bis zum Himalaya), Europa (vgl. Verbreitung von *P. excelsa*). Über die Einteilung der Gattung vgl.: M. Willkomm, Forstl. Flora 2. Aufl. (1887) 67. — H. Mayr, Monogr. Abiet. Jap. Reich. (1890) 44. — Pardé, in Bull. Soc. Dendr. France (1911) 7—10. — Patschke, in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII (1912) 733—736. Eine den Verwandtschaftsverhältnissen entsprechende Gruppierung aller Fichten-Arten ist bisher nicht gegeben worden; auch die Einteilung in drei Sektionen nach Mayr (*Morinda*, *Casicta* und *Omorica*) ist kaum natürlich.

Sekt. I. *Eupicea* Willkomm. Blätter mit vier Flächen und vier Kanten, auf allen Flächen mit Spaltöffnungsreihen, Querschnitt rhombisch; Zapfen hängend. Europa, Vorderasien, Nordasien: *Picea excelsa* (Lam.) Link 1841 (*Pinus Abies* L. 1753, *Abies Picea* Mill. 1768, *Pinus Picea* Du Roi 1771, *Pinus excelsa* Lam. 1778, *Picea rubra* Dietr. 1824, *Picea Abies* Karsten [1880 bis 1883], Fichte, Rottanne, Pechtanne).

Spezielle Literatur London, Arbor. Brit. IV (1838) 2293—2310. — Willkomm, Forstl. Flora 2. Aufl. (1887) 67—93. — C. Schroeter, Die Vielgestaltigkeit der Fichte, in Vierteljahrsschr. N. G. Zürich XLIII Heft 2, 3 (1898). — Schröter und Kirchner, in Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgesch. Blütenpfl. Mitteleuropa I (1904) 99—155. — Ascherson-Graebner, Syn. Mitteleur. Fl. 2. Aufl. I (1918) 300—308. — V. B. Wittrock, De *Picea excelsa* (Lam.) Lk. Praesertim de formis suecicis hujus arboris (Meddelanden om Gramen). In Act. Hort. Berg. V no 1 (1914) 91 S., 23 T. — P. Graebner fil., Beiträge zur Flora des Urwaldes von Bialowics, Beitr. zur Naturdenkmalfpflege X, 3 (1925) 209—211.

Die Fichte hat eine weite Verbreitung in Europa und Nordasien (hier die var. *obovata*, die von Nordost-Skandinavien durch das nördliche Rußland und Nordasien bis nach Kamtschatka und den Kurilen reicht und besonders in Daurien und im Altai große Wälder bildet); sie fehlt auf der Iberischen Halbinsel, in Italien, Griechenland, West-Frankreich, Belgien, Holland und Großbritannien, ebenso ist sie in Nordwest-Deutschland und großen Teilen des norddeutschen Flachlandes nicht ursprünglich; ihre Südgrenze folgt den Süd-Alpen, dann tritt sie im nördlichen Balkan auf, in den Karpathen, im mittleren und nördlichen Rußland; in Finnmarken liegt ihre Nordgrenze bei 69° 30', in Norwegen bei 67°; in vielen Gegenden ihres Gebietes bildet sie große reine Bestände, so im Baltikum, im Harz, im Iser- und Riesengebirge, sonst in Deutschland auch mit der Tanne gemischt; die Höhengrenze liegt im Harz bei 1000 m, in den Sudeten im Mittel bei 1170 (bis 1250) m, in den Karpathen bei 1510 m, in den Bayrischen Alpen bei 1798 m, im Jura bei 1400 m, im Berner Oberland bei 1880—1980 (bis 2100) m, im Wallis bei 2000 (bis 2210) m; die Fichte stellt geringere Ansprüche an den Boden als die Tanne, sie liebt besonders kalkreichen Boden; Bewurzelung flach, weit ausstreichend, ohne tiefdringende Hauptwurzel; Stamm bis 50 (bis 60) m hoch, bis 2 m im Durchmesser, Krone spitz pyramidal, tief herabreichend, Borke hell- bis rothraun, kleinschuppig, Äste schwach, untere abwärts geneigt; junge Triebe kahl oder spärlich kurzhaarig; Blätter dicht ± allseitwendig abstehend, 15—25 (bis 35) mm lang (langnadelig sind die Wipftriebe und einige Spielarten wie die Schlangenfichte), 1 mm breit, zusammengedrückt vierkantig mit 2 Längsfurchen (Querschnitt rhombisch mit abgerundeten Ecken, fast quadratisch bis mehr flachgedrückt), all-

seitig glänzend dunkelgrün, gerade oder sickelartig gekrümmt; blübar in der Regel vom 30. bis 40. Jahre; ♂ Blüten zahlreich axillär, 20–30 mm lang, jung rotgelb, Antheren-Spitzchen breit, am Rande gezähnelt; ♀ Blüten an der Spitze vorjähriger Triebe, sitzend, aufrecht, 4–5 cm lang, purpurrot, Fruchtschuppen abwärts gebogen, Deckschuppen schmal, spitz, zur Blütezeit ungefähr halb

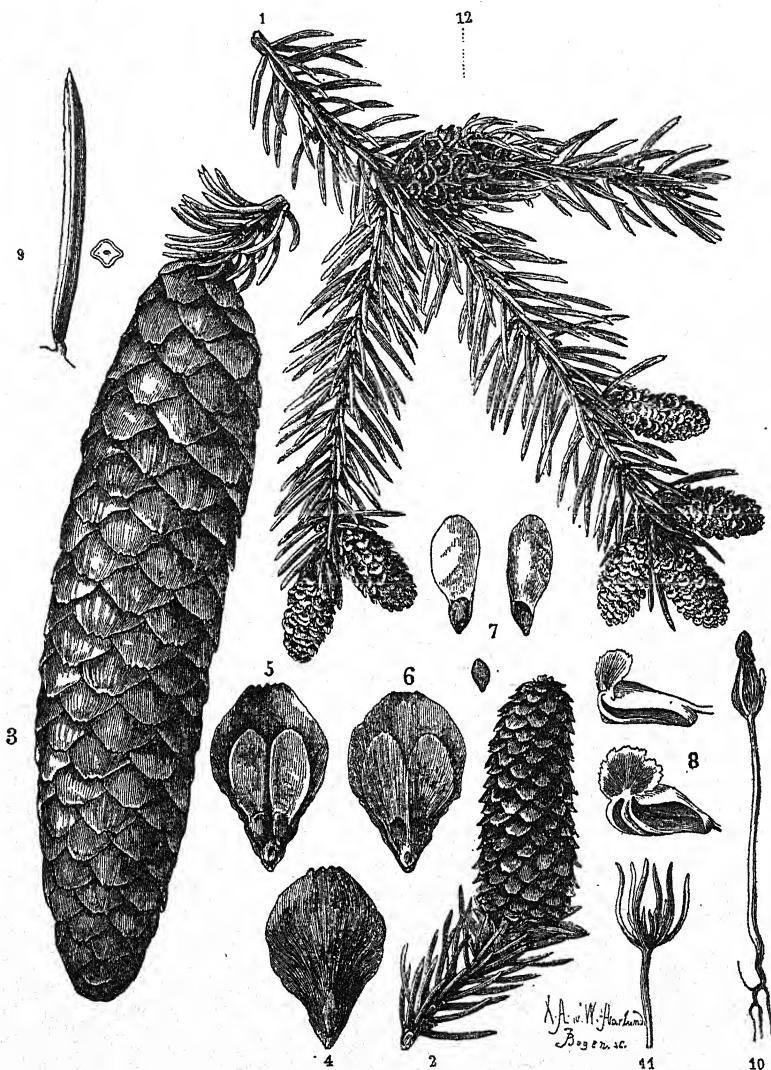


Fig. 172. *Picea excelsa* (Lam.) Link. 1 Zweig mit ♂ Blüten. 2 Triebspitze mit ♀ Blüte. 3 Reifer Zapfen. 4 Reife Fruchtschuppe von außen mit Deckschuppe. 5 Von innen mit den Samen. 6 Ohne dieselben. 7 Samen mit Flügel, ohne denselben (unten), Flügel allein (rechts oben). 8 Geöffnetes Stam. von zwei Seiten. 9 Blatt und Querschnitt desselben. 10 Keimpflänzchen mit der noch aufsitzenden Samenschale. 11 Dasselbe, ohne letztere. 12 (am 1) Eine Galle des Fichtenblattsaugers. (Nach Willkomm, Forstliche Flora; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 78.)

so lang als Fruchtschuppen; Zapfen reif hängend, 10–15 (bis 25) cm lang, 20–25 mm im Durchmesser, Fruchtschuppen fest zusammenschließend, erst im nächsten Frühjahr beim Ausfallen der Samen sperrend, lederartig, verkehrt eiförmig, oben abgerundet oder in eine stumpfe Spitze ± vorgezogen, oft am oberen Rande fein gezähnelt, öfters auch eingekerbt; Same schwarzbraun, 4 mm lang, Flügel bis 12 mm lang; Kotyledonen 5–9. Spielarten und Standortsformen der Fichte: Zuerst sind zu erwähnen Kümmerformen an der Grenze der horizontalen und vertikalen Verbrei-

tung wie die Strauch- oder Schneebruch-Fichte, deren Form auf Schneebelastung, Frost und Windwirkung zurückzuführen ist sowie auf Erschwerung der Wasserzufluhr im lange gefrorenen Boden. Der Stamm bleibt kurz und trägt tief hinab Äste, die Krone wird vielwipfig durch Abbruch des Hauptgipfels; strauchartige dichte Formen können oben wie geschorfen aussehen, entsprechend der Höhe der schützenden Schneedecke, über die hinaus die Zweige absterben; ist hier noch ein kurzer Stamm vorhanden, so kommt in der Tundra schließlich eine niedrige Form vor, die nur kriechende, dem Boden anliegende Äste ausbildet. Bei höheren Formen können die dem Boden aufliegenden Äste Wurzeln schlagen, sich mit ihren Spitzen aufrichten und zu neuen Stämmen werden, die mit dem Mutterstamm verbunden sind (Senkerfichte). Freistehende Wetterfichten der Alpen bilden öfters eine umfangreiche Krone mit Seitengipfeln aus, ohne den Hauptgipfel zu verlieren. Bemerkenswert ist die f. *virgata* (*Abies excelsa* var. *virgata* Jacques, Schlangenfichte), Hauptäste ± einzeln, schwach verzweigt, verlängert, oft gewunden, Nadeln dicker und spitzer; vereinzelt im ganzen Gebiet. Ferner f. *viminalis* (*Pinus viminalis* Sparrman), von der vorigen dadurch verschieden, daß die Äste zahlreich quirig angeordnet sind, während die Seitenäste sehr lang und dünn sind und ± herabhängen. Nach der Farbe der jungen Zapfen unterschied Purkyně var. *erythrocarpa* (junge Zapfen dunkelviolett) und var. *chlorocarpa* (junge Zapfen grün); beide im ganzen Gebiet. Wichtiger sind folgende Varietäten: Var. *acuminata* Beck, Fruchtschuppe in eine längere, ungezähnelte Spitze plötzlich verschmälert; im Gebiet der Fichte weit verbreitet. Var. *alpestris* (*P. alpestris* Stein); Rinde weißgrau; Triebe kurz dichthaarig; Blätter dick, bläulich bereift, Zapfen kleiner, Fruchtschuppen breit abgerundet, derb; in den mittleren und östlichen Schweizer Alpen. Var. *fennica* (*Pinus Abies* var. *fennica* Regel, *Pinus Abies* var. *medioxima* Nylander); Blätter auf der Oberseite der Zweige sehr dicht stehend, glänzend dunkelgrün; Zapfen bis 8 cm lang, weniger hängend, Fruchtschuppen stumpf; im nördlichen Skandinavien, im nördlichen Rußland, selten in der Schweiz. Var. *obovata* (Ledeb.) K. Koch (*P. obovata* Ledebour, vielfach als eigene Art angeführt); Triebe kahl oder schwach behaart; Blätter im Querschnitt fast quadratisch, bläulich-grün, meist scharf stehend; Zapfen nur 6 cm lang, Fruchtschuppen abgerundet, gestutzt oder schwach ausgerandet, meist weich und biegsam; Verbreitung siehe oben. Die Fichte liefert in ihrem Verbreitungsgebiet das am stärksten verwendete Bau- und Werkholz, ferner die wichtigste und billigste Gerbrinde (vgl. über letztere v. Höhnel, Gerbrinden [1880] und ders., in Wiesner, Rohstoffe 8. Aufl. II [1918] 203 ff.). — *P. orientalis* (L.) Link, Sapindus-Fichte; Gebirge Kleinasiens (Mysien, Phrygien, Taurus, Antitaurus), Armeniens, Transkaukasiens, oft geschlossene Wälder bildend; hoher, tief bestäunter Baum; junge Zweige behaart; Blätter gerade, sehr kurz und dick, dunkelgrün, stumpf, 5–11 mm lang; Zapfen eiförmig, 5–8 cm lang, Fruchtschuppen fast kreisrund, Samen schwärzlich, mit kurzem, breitem Flügel.

**Nordamerika:** A. Fruchtschuppen nach oben breit gerundet. *P. canadensis* (L.) Britton, Sterns et Poggensburg (*Abies canadensis* Mill. 1768, *Pinus alba* Aiton 1789, *Picea alba* Link 1831, Schimmelfichte, White Spruce); im nördlichen Nordamerika weit, aber nicht allgemein verbreitet, Labrador, dann westlich der Hudson-Bay von Kap Churchill durch Britisch-Nordamerika bis zur nördlichen Waldgrenze, an der Behring-Straße bis 66° 44', nordöstliche Vereinigte Staaten, an der pazifischen Seite in den Rocky Mountains südlich bis zum nördlichen Montana; meist nur 20–25 m, selten bis 40 m hoch; junge Zweige kahl; Blätter von quadratischem Querschnitt, gebogen, spitz, blaugrün; Zapfen schmal, 3–6 cm lang, Fruchtschuppen dünn und biegsam, fast kreisrund, oben etwas ausgerandet, hellbraun. Das Holz ist leicht und weich, wird besonders zur Herstellung von Papiermasse benutzt. — *P. Mariana* (Miller) Britton, Sterns et Poggensburg (*Abies Mariana* Miller 1768, *Pinus nigra* Aiton 1789, *Picea nigra* Link 1831); Britisch-Nordamerika, Labrador, dann Nordgrenze von der Mündung des Nelson-River nordwestlich nach dem Mackenzietal bei 65°, nordöstliche Ver. Staaten, längs der Alleghanies bis zum nördlichen Virginia; besonders im Norden auf sumpfigem Gelände und in Niederungen; junge Zweige kurzhaarig, steif; Blätter 6–18 mm lang, bis 1,5 mm breit, blaugrün glänzend; Zapfen 2–3,5 cm lang, eiförmig, reif mattbraun, lange festsitzend; Fruchtschuppen starr, gerundet, oben gezähnelt. Holz wie bei voriger Art; durch Kochen der Zweige wird Spruce beer bereitet. — Nahe verwandt *P. australis* Small, in trocknen Berggegenden von Virginia und Nordkarolina; junge Zweige dünn, kahl; Blätter kaum 1 mm breit; Zapfen bald abfallig, meist unter 2,5 cm; ferner *P. albirtiana* S. Brown in Britisch-Kolumbien, Alberta; kleinerer Baum; junge Zweige unbehaart; Blattkissen mehr als 1 mm vom Zweig abstehend, stark zurückgekrümmt; Blätter blaugrün 1,5–2,5 cm lang; Zapfen eiförmig, 2,5–3,5 cm lang, bald abfallig, Fruchtschuppen breit gerundet, ganzrandig. — *P. rubra* (Lambert) Link (*P. rubens* Sargent, Red Spruce); vom Tal des St. Lorenz und der Prince Edwardinsel nach den nordöstlichen Küstenstaaten, ferner New England, New York und durch die Alleghanies bis Nordkarolina; Blätter dunkelgrün glänzend; Zapfen eiförmig-oval, 3–5 cm lang, hell-rotbraun glänzend, Fruchtschuppen gerundet, ungezähnelt. Die Art ist jetzt der wichtigste Holzlieferant für die Nordoststaaten, das Holz ist aber wenig dauerhaft.

B. Fruchtschuppen oval oder rhombisch; Blätter blaugrün. *P. Engelmannii* (Parry) Engelmann (*P. columbiana* Lemmon); in den Rocky Mountains von Alberta südwärts bis zum nördlichen New Mexiko und Arizona, dann in Washington, Oregon, Idaho, waldbildend in höheren Gebirgslagen; hochwüchsiger Baum oder in hohen Lagen niedrig; junge Zweige behaart; Blätter

biegsam, schmal, gerade, 25–30 mm lang, an fertilen Zweigen auch kürzer und gekrümmt, dunkel blaugrün oder gleich stahlblau; Zapfen zylindrisch oder oval, 2,5–7,5 cm lang, Fruchtschuppen dünn, biegsam, nach oben verschmäler, abgeschnitten oder stumpf, gezähnelt oder fast ganzrandig. — *P. pungens* Engelmann (*P. Parryana* Sargent), in Kolorado, Utah, Wyoming von 2200–3300 m, nirgends in größeren Beständen; 20–30 m (gelegentlich gegen 50 m) hoch; junge Zweige kahl; Blätter starr, stechend, 25–28 mm lang, an fertilen Zweigen älterer Bäume viel kürzer, graugrün oder bläulichgrün bis weißlich; Zapfen 5–10 cm lang, Fruchtschuppen biegsam, rhombisch, am Ende abgeschnitten oder gerundet, gezähnelt.

Ostasien, Himalaya, Zentralasien. A. Fruchtschuppe von der Mitte ab nach oben zu verschmäler. *P. bicolor* (Maxim.) Mayr (*P. Alcockiana* Carr.; Iramomi der Japaner), in Japan, Hondo, wenig verbreitet; Baum mittlerer Größe; Blätter ± blaugrün, 1–2 cm lang, meist gekrümmt, kurz gespitzt; Zapfen eiförmig-zylindrisch bis zylindrisch, 6–12 (meist 7–10) cm lang, Fruchtschuppen rhombisch, an der Spitze rundlich oder stärker verschmäler, gezähnelt. — *P. heterolepis* Rehder et Wilson in Zentralchina; Zapfen 9–14 cm lang, 3–4 cm breit, Fruchtschuppen rhombisch-obovat, nach oben zu langsam verschmäler, an der Spitze tief ausgerandet oder zweispaltig. — *P. Balfouriana* Rehder et Wilson in Zentralchina; Zapfen 5–9 cm lang, Frucht-

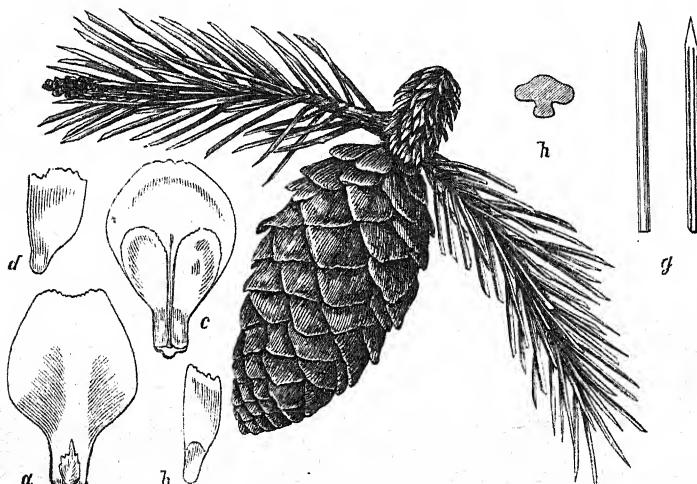


Fig. 173. *Picea bicolor* (Maxim.) Mayr, Fruchtzweig in nat. Größe, das übrige vergr. a Deckschuppe und Fruchtschuppe, c Fruchtschuppe von innen mit Samen, b, d Samen, g Blatt von oben und unten, h Querschnitt des Blattes. (E. P. I. Aufl. II. 1. p. 79.)

schuppen biegsam, gestreift, unterhalb der Mitte am breitesten, rhombisch-eiförmig, ± gezähnelt; ferner in Zentralchina *P. purpurea* Mast., *P. montigena* Mast., *P. likiangensis* (Franch.) Pritzel, *P. hirtella* Rehder et Wilson.

B. Fruchtschuppen nach oben zu breit gerundet. — Ba. Längsdurchmesser des Blattquerschnittes ungefähr ebenso lang als Querdurchmesser. *P. Glehnii* (Schmidt) Mast., südliches Sachalin und besonders verbreitet in Yezo; bis 30–40 m hoch; die Borke löst sich in breiten und dünnen Platten ab; junge Zweige stark rotbraun behaart; Blätter kurz, 6–10 mm, dick, stumpf; Zapfen 5–8 cm lang, vor der Reife blaurot, dann glänzend braun, Fruchtschuppen ziemlich dünn, bei der Reife abspreizend. — In Gebirgen Zentralhondos selten *P. Maximoviczii* Regel (*P. Tschonoskii* Mayr), in der Provinz Shinano *P. Koyamai* Shirasawa, auf Formosa *P. morrisonicola* Hayata. — In Zentralchina *P. aurantiaca* Mast., *P. Watsoniana* Mast., *P. Wilsonii* Mast., *P. retroflexa* Mast., *P. Meyeri* Rehder et Wilson. — Bb. Längsdurchmesser des Blattquerschnittes länger als Querdurchmesser. *P. polita* (Sieb. et Zucc.) Carr. (*P. Thunbergii* [Lamb.] Aschers. Graebn., *Pinus Thunbergii* Lamb., *Abies Thunbergii* Lindl. = *Pinus Abies* Thunb. non L., zweifelhafte Art; *Picea Torano* [Sieb. nomen] Koehne; Bara-Momi [Rosenfichte] oder Torano-Momi [Tigerschwanz-Fichte] der Japaner), in Hondo, besonders auf vulkanischem Boden, nirgends reichlich; Blätter 15–20 mm lang, stechend, starr, meist doppelt so dick als breit, glänzend dunkelgrün; Zapfen 8–10 cm lang, Fruchtschuppe breit abgerundet. — *P. Neoveitchii* Mast. in Zentralchina; junge Zweige kahl; Blätter 15 mm lang; Zapfen oblong-zylindrisch, 13–14 cm lang; ferner in Zentralchina *P. asperata* Mast., *P. gemmata* Rehder et Wilson. — *P. morinda* Link (*P. khutrou* [Royle] Carr., *P. Smithiana* [Lamb.] Boiss.), in Ostafghanistan und im Himalaya von 2000–3600 m; hoher Baum; Blätter 20–40, öfters sogar bis 50 mm lang, steif, spitz, lebhaft grün;

Zapfen 10—15 cm lang, Fruchtschuppen verkehrt-eiförmig, abgerundet, ganzrandig. — *P. Schrenkiana* Fisch. et Mey., in Zentralasien (Alatau, Tianschan, Nanschan, Alaschan); Blätter 20—40 mm lang, mattgrün, schmal; Zapfen 7—9 cm lang, Fruchtschuppen ganzrandig. Verwandt *P. tianschanica* Rupr. in Turkestan, mit längsgestreiften, am Rande verdickten Schuppen, und *P. crassifolia* Komarov in Nordchina, südlich vom See Kuku-nor, mit dünnen, am eingebogenen Rande unregelmäßig ausgebissenen Schuppen.

Sekt. II. *Omorika* Willk. Blätter zusammengedrückt, ± abgeflacht, beiderseits gekielt, nur auf der morphologischen Oberseite mit Spaltöffnungsreihen; die Blätter sind an horizontalen Zweigen meist so gedreht, daß die morphologische Oberseite nach unten gewandt ist (Bauchseite); Unterseite (bei Drehung Rückenseite) glänzend grün; Zapfen alle hängend oder die oberen abstehend. — 10 Arten, davon eine in Europa, zwei im westlichen Nordamerika, die anderen in Ostasien. *P. omorika* (Pančić) Willk. (meist *P. omorica* geschrieben, *Pinus Omorika* Pančić 1876; Omorika-Fichte); die Art wurde von Pančić 1875 bei Zaovina in Südwestserbien entdeckt, später auch im angrenzenden Bosnien und Montenegro aufgefunden; wahrscheinlich war der Baum früher von weiterer Verbreitung und hat sich nur in spärlichen Resten, besonders in feuchten, schattigen Felsschluchten des Gebietes, sonst auch einzeln oder in Gruppen in den Mischwald eingesprengt erhalten; bis ca. 40 m hoch, Stamm verhältnismäßig dünn, hoch hinauf astfrei, mit schmaler Krone; Borke graubraun, sich leicht schuppig ablösend; Blätter älterer Zweige ± gescheitelt, 8—17 mm lang, kurz gespitzt, beiderseits stumpf gekielt, die weißstreifige Oberseite nach unten kahrend; Zapfen rotbraun, hängend; Fruchtschuppen anliegend, rundlich, Deckschuppe sehr klein, Samen schwarzbraun, mit verkehrt-eiförmigem, bis 10 mm langem Flügel (vgl. R. v. Wettstein, die Omorika-Fichte, *Picea Omorica* (Panč.), in Sitz. Ber. Akad. Wissenschaft. Wien. Math.-naturw. Classe XCIX. I, 1890 [1891], wo auch die ältere Literatur zusammengestellt). — In Nordamerika: *P. sitchensis* (Bong.) Carr. (*P. Menziesii* [Dougl.] Carr.), westliches Nordamerika von Kodiakinsel durch die Küstenregion von Alaska, Britisch-Kolumbien, Washington und Oregon bis Mendocino County in Kalifornien, besonders auf sandigen und sumpfigen Standorten; meist 30 m hoch, selten bis 60 m hoch; Zweige kahl; Blätter dünn, rings um den Zweig gestellt, 15—20 mm lang, 1—1,5 (bis 2) mm breit, scharf gespitzt, beiderseits gekielt, zusammengedrückt, unterseits dunkelgrün, oberseits mit bläulich-weißen Streifen; Zapfen 5—8 cm lang; Fruchtschuppe dünn, oval, im reifen Zustande abstehend, gezähnelt, Deckschuppe  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  der Fruchtschuppe erreichend. — *P. Breweriana* Wats., in trockenen Bergregionen in Nordkalifornien und Oregon; Blätter abgeflacht; Zapfen oval; Fruchtschuppe umgekehrt eiförmig, dünn, absparend. — In Ostasien: *P. jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr. (*P. ajanensis* Fisch., *P. hondeensis* Mayr), Amurgebiet, Mandschurei, Sachalin, Yesso, Hondo 1600—2700 m; Zweige kahl; Blätter 0,8—3 cm lang, 2 mm breit; Zapfen locker gebaut, 3—8 cm lang; Fruchtschuppen rhombisch-oval. — *P. brachytilla* (Franch.) Pritzel in Zentralchina, Blätter 12—15 mm lang; Zapfen 7—9 cm lang; Fruchtschuppen breiter als lang, im oberen Teil breit gerundet. — *P. complanata* Mast. in Zentralchina; Blätter 15—22 mm lang, 1 mm breit; Zapfen 11—14 cm lang; Fruchtschuppen oben breit abgeschnitten-gerundet, nach der Basis verschmäler; ferner in Zentralchina *P. pachyclada* Patschke, *P. ascendens* Patschke, *P. Sargentiana* Rehder et Wilson. — Im Himalaya (Sikkim, Bhootan) *P. spinulosa* (Griff.) Henry (*P. morindoides* Rehder); Zweige hängend; Blätter 25—35 mm lang, mit starker Spitze, etwas abgeflacht, deutlich gekielt, kantig; Zapfen 8 cm lang.

Fossile Arten (R. Kräuse): Reste, die mit einiger Sicherheit zu *Picea* gestellt werden können, finden sich schon in der Unteren Kreide Belgiens, andere sind aus Oberer Kreide (*P. protopicea* Velenovsky in Böhmen) und Eozän bekannt. Im späteren Tertiär sind Nadeln und Zapfen häufiger. Ein Teil davon steht *P. excelsa* u. a. nahe, so *P. excelsa* var. *alpestris* Glück aus dem Pliozän Süddeutschlands. *P. excelsa* selbst ist mehrfach für präglaziale und glaziale Schichten angegeben worden (Holland, England, Nordamerika). Erwähnt sei noch die Bernsteinfichte, *P. Engleri* Conw., die *P. ajanensis* nahesteht, sowie *P. omorikoides* Weber aus sächsischem Präglazial, der *P. omorika* sehr ähnlich. Über fossile zu *P.* zu stellende Hölzer siehe S. 406.

6. *Pseudolarix* Gordon, The Pinetum (1858) 292; Hemsley, in Bot. Mag. T. 8176 (1908) (*Laricopsis* Kent in Veitch's Man. Conif. New Ed. (1900) 403, Fig. 105 u. 106.) — ♂ Blüten am Ende blattloser Kurzzweige zahlreich gebüschtelt (bis 30), gestielt, die Büschel von dünnen Schuppen umhüllt, die fast so lang als die Stiele sind; Stam. mit fast kugeligen, quergeöffneten Sporangien, Schuppe über die Sporangien hinaus kaum verlängert oder mit kleinem oder an den oberen Blüten längerem 2—3 zähnigem Spitzchen; Pollen mit Flugblasen. ♀ Blüte kugelig, am Ende eines Kurzzweiges, am Grunde von einer Anzahl Blätter umgeben. Zapfen eiförmig-oval, aufrecht, mit abfalligen Schuppen; Deckschuppen viel kürzer als Fruchtschuppe, eiförmig-lanzettlich, ganzrandig oder schwach gezähnelt; Fruchtschuppen eiförmig, stumpf oder zweispitzig, lederig, am Grunde holzig, locker gestellt, absparend, mit den reifen Samen abfallig; Samen geflügelt, Flügel so lang als Fruchtschuppe, der Hälfte der Fruchtschuppe im Umriß entsprechend, derb, fest angewachsen, die Samenoberseite völlig deckend, nur wenig herumgreifend und das Mikro-

pylar-Ende kurz deckend, der größte Teil der Unterseite vom Flügel frei; Kotyledonen 4. — Blätter abfallig, an Langzweigen einzeln spiralig gestellt, an kurzen derben Kurzzweigen büschelig gedrängt. — Name von *ψευδός* und *Larix* = falsche Lärche.

1 Art, *P. Kaempferi* (Lindl.) Gord. (*P. Fortunei* Mayr, *P. amabilis* [Nelson] Rehder, Goldlärche, Kiu-ye-sung = goldblättriger Nadelbaum), in China, in Tschekiang und selten in Kiangsi, von Fortune entdeckt und in England eingeführt, selten in Europa in Kultur. Der schöne Baum,

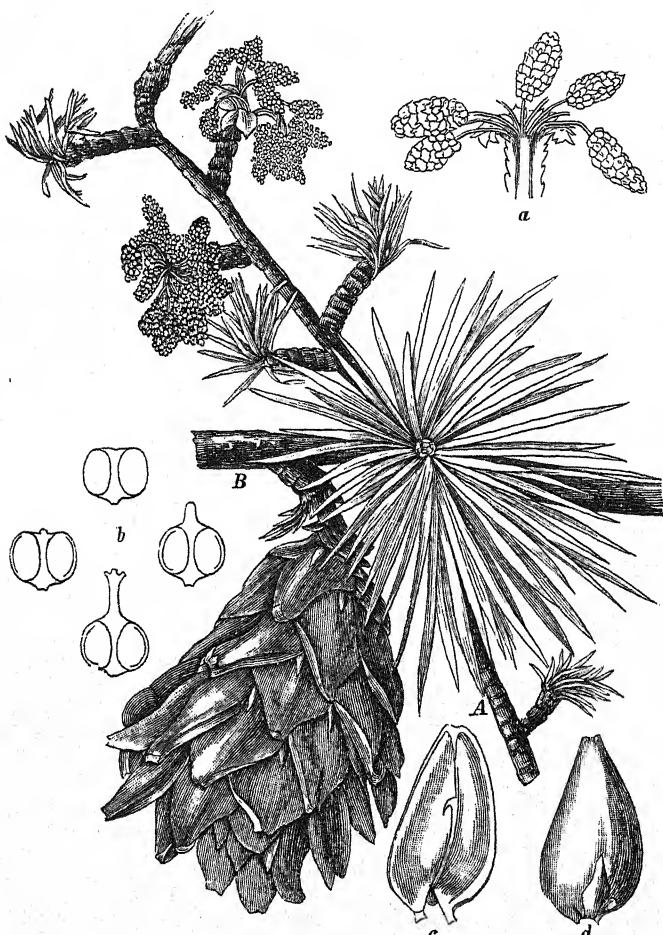


Fig. 174. *Pseudolarix Kaempferi* (Lindl.) Gord. A Zweig mit beblätterten und ♂ Blütenständen tragenden Kurzzweigen. B Fruchtzweig. a ♂ Blütenstand durchschnitten. b Staubblätter, vergr. c Fruchtschuppe mit den Samen von innen. d Deckschuppe und Fruchtschuppe von außen. (Nach Figuren aus Gard. Chron. 1884; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 77.)

der durch die hellgrünen, vor dem Abfall sich goldgelb verfärbenden Blätter auffällt, wird in der Heimat bis 35–40 m hoch und hat etwa die Tracht einer Lärche; Blätter 2–8, meist 3–4 cm lang, biegsam, spitzlich, unterseits schwach 2 furchig, oberseits etwas konvex, an den Kurzzweigen bis zu 30–40 gebüschtet, abstehend; ♂ Blüten ca. 1 cm lang, ♀ Blüten bis 2 cm, Fruchtzapfen 4–7 cm, Fruchtschuppe 2–3 cm lang.

7. *Larix* Miller Gard. Dict. 7. ed. (1759) z. Th.; Adanson, Fam. des Plantes II (1763) 480; Lam. et DC., Fl. Franç. 3. ed. III (1805) 276; Regel, in Gartenflora XX (1871) 99 bis 107 (*Pinus* sect. *Larix* Endl. Syn. Conif. [1847] 128). — Blüten monözisch, einzeln terminal. ♂ Blüten an blattlosen, 1 jährigen oder älteren Kurzzweigen, am Grunde von Knospenschuppen umgeben, kugelig bis oval; Antheren mit kurzem aufrechtem Spitzchen, Spo-

rangien längs aufspringend, Pollen ohne Flugblasen. ♀ Blüten an beblätterten Kurzzweigen, am Grunde von Knospenschuppen umgeben, fast kugelig; Deckschuppe länger als die gerundete Fruchtschuppe, Mittelnerv in eine Spitze auslaufend. Zapfen eiförmig bis fast kugelig, durchschnittlich klein, am Ende des Blütejahres reifend, nicht zerfallend, 2—3 Jahre am Zweig haftend, dann abfallend; Fruchtschuppen lederig-holzig, fast kreisrund, oder oval bis obovat, locker oder dichter deckend; Same ohne Harzlücken, geflügelt, der Flügel mit der Samen-Oberseite fest verwachsen und am Mikropylar-Ende schmal kappenförmig herumgreifend; Kotyledonen ca. 6. — Bäume mit meist kegelförmiger Krone und rissiger Borke; Äste oft hängend, relativ schwach, nicht regelmäßig quirlig gestellt, indem auch von der Rinde überwachsene Kurzzweige wieder auswachsen können und »Stammsprosse« entwickeln; Kurzzweige wenigjährig, vertrocknet als Höcker an den Langzweigen stehenbleibend; Blätter einjährig (sommergrün), zerstreut an den Langzweigen, gebüscht an den Kurzzweigen, schmal, selten 4 kantig, meist oberseits gerundet, unterseits gekielt und mit Spaltöffnungsreihen; Harzkanäle zwei seitlich nahe der Epidermis. — *Larix* Name der Lärche bei römischen Schriftstellern. — Typische Art *L. decidua* Mill. (*Pinus Larix* L.).

10 Arten in Gebirgen sowie in subarktischen Gebieten der nördlichen Hemisphäre.

A. Zapfen verhältnismäßig groß, mit zahlreichen Reihen von Fruchtschuppen übereinander; Deckschuppe mit ihrer Spitze die Fruchtschuppe überragend (Sect. *Multiseriales* Patschke). — Aa. Herausragende Spitze der Deckschuppe stark zurückgekrümmt. — Aaa. Zapfen bis 7 cm lang, purpurbraun, Deckschuppe deutlich ausgerandet, mit abgesetzter Spitze. *L. Griffithsii* Hook. f. im Himalaya, Bhutan (2000—3200 m), Nepal, Sikkim (2700—4000 m); bis 20 m hoch, Äste lang, Zweige dünn, hängend, sehr bald kahl; junge Zweige grünlichgelb oder hellbraun; Blätter spitzlich, 25 bis 35 mm lang; Fruchtschuppe breit obovat. — Aaβ. Zapfen 3—4 cm lang, braun, Deckschuppe langsam in die Spitze ausgehend. *L. Mastersiana* Rehder et Wilson in China, West-Setschuan; 10—20 m hoch, Zweige gelbbraun, bald kahl; Blätter 20—30 mm lang, leicht papillös; Fruchtschuppe nierenförmig-kreisförmig. — Ab. Herausragende Spitze der Deckschuppe ± aufrecht. — Abα. Deckschuppe langsam in die Spitze ausgehend. *L. Potaninii* Batalin (*L. thibetica* Franch., *L. chinensis* Beissn.), in China, West-Setschuan, Kansu, Schensi, Yünnan, in West-Setschuan von 2500 m bis zur Baumgrenze, in der alpinen Region bestandbildend; in günstiger Lage bis 25—30 m hoch; Zweige hängend, orangebraun oder purpurbraun; Zapfen 3—4,5 cm lang, reif violett-purpurfarben. — Abβ. Deckschuppe ausgerandet, mit abgesetzter Spitze. *L. occidentalis* Nutt., im westlichen Nordamerika, 700—2300 m ü. M., besonders im Gebiet des oberen Columbia-River, Nord-Montana, Oregon, Nord-Idaho; die hochwüchsige Lärchenart, in bester Lage bis 80 m hoch, sonst bis 30—40 m; Blätter steif, spitz, hellgrün, 25—35 mm lang, unterseits stark gekielt; Zapfen 25—40 mm lang; Fruchtschuppe fast kreisförmig, unterseits unterhalb der Mitte behaart. Holz hellrot, hart und schwer, bestes Coniferenholz Nordamerikas. — *L. Lyallii* Parlat., im westlichen Nordamerika, Britisch-Kolumbien, Nord-Washington; bis 25 m hoch; junge Zweige filzig behaart; Blätter vierkantig, starr, kurzspitzig, hell-blaugrün, 25—40 mm lang; Zapfen 25—50 mm lang, Fruchtschuppe obovat, am Rand weißlich behaart.

B. Zapfen klein, mit 5—12 Reihen von Fruchtschuppen übereinander; Deckschuppe kürzer als Fruchtschuppe (Sect. *Pauciseriales* Patschke). — Ba. Fruchtschuppe am Rande dünn, am oberen Ende zurückgekrümmt. *L. Kaempferi* (Lamb.) Sargent (*L. leptolepis* [Sieb. et Zucc.] Gord.), in Japan, Zentral-Hondo verbreitet, von 500—2300 m; bis 30 m hoch, mit schmaler Krone; Blätter blaßgrün, unterseits stark gekielt, beiderseits mit Spaltöffnungen; Zapfen breit eiförmig, 1,5—3 cm lang. — Bb. Fruchtschuppe derb, nicht zurückgekrümmt, ± konkav. — Bba. Fruchtschuppen oben abgeschnitten oder ausgerandet. *L. Gmelini* (Rupr.) Ledeb. (*L. dahurica* Turcz. ex Trautv.), weitverbreitet in Ostibirien, in der Mandschurei, im Amurgebiet, im mittleren Kantschatka; niedriger Baum oder im arktischen Gebiet niederliegend strauchig; junge Zweige kahl oder fast kahl, selten kurz weichbehaart, blaßgelb; Blätter vierkantig, bis 30 mm lang; Zapfen 15—25 mm lang, Deckschuppe  $\frac{1}{2}$  so lang als Fruchtschuppe, eiförmig bis lanzettlich; var. *Principis Rupprechtii* (Mayr), in Nord-China, Schensi; Zapfen bis 4 cm lang, Übergänge zur Normalform in der Mandschurei und in Korea; var. *japonica* Maxim. (*L. kurilensis* Mayr, *L. kamtschatica* [Rupr.] Carr.), auf Sachalin und den Kurilen; junge Zweige röthlich, ± behaart oder selten kahl; Zapfen 1,5—2,5 cm lang; verwandt *L. olgensis* Henry, von Ussuri, Olga-Bay. — Bbβ. Fruchtschuppen oben gerundet. *L. laricina* (Du Roi) K. Koch (*L. americana* Michx., *L. microcarpa* [Lamb.] Desf., *L. pendula* [Ait.] Du Mont de Courset [auch als Hybride zwischen *L. decidua* und *L. laricina* angesehen], *L. alaskensis* Wight), subarktisches Nordamerika (im Westen bis über 65°, an der Labrador-Küste bis 58°), Kanada, nördliche Vereinigte Staaten, besonders in sumpfigen Gebieten; bis 20 m hoch, an der Nordgrenze des Verbreitungsgebietes viel niedriger; Zweige kahl; Blätter dreikantig, unterseits stark gekielt, 20 bis 30 mm lang; Zapfen oval, stumpf, ca. 1,5 cm lang, aus ca. 20 Schuppen zusammengesetzt. — *L. sibirica* Ledeb. (*L. intermedia* [Fisch.] Turcz.), von weitester Verbreitung, große Waldungen bildend, östliche Karpaten (?), Nordost-Rußland (bis 66°—67° an der Küste des Weißen Meeres), Mittel-

Rußland (südlich bis Süd-Ural, 52°), durch ganz Sibirien (am Jenisei bis 69°, südlich im Altai bis 52°), Amurgebiet, Stanowojgebirge und Küstenland; hoher Baum; Blätter 3—5 cm lang; ♀ Blüten bleichgrün; Zapfen 3—4 cm lang, nach oben zu kegelig verjüngt, Fruchtschuppen undeutlich ge-



Fig. 175. *Larix decidua* Mill. 1 Zweig mit Kurzweigen und einem durchwachsenen Zapfen (a). 2 Zweig mit ♂ und ♀ Blüten. 3 ♂ Blüte, 3/1. 4—6 Stam., bei 6 aufgesprungen. 7 Deckschuppe der Blüte von außen, 8 von innen mit Fruchtschuppe. 9 Fruchtschuppe aus 8, links von innen, rechts von der Seite. 10 Zapfen. 11 Deckschuppe und Fruchtschuppe von außen. 12 Fruchtschuppe von innen mit Samen, 13 ohne Samen. 14 Samen. 15 Längsschnitt eines Kurzweiges, vergr. 16 Blatt und dessen Querschnitt, vergr. (Nach Willkomm, Forstl. Flora; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 76.)

streift, außen fein behaart, stark konkav, Deckschuppen am Zapfen nicht sichtbar. — *L. decidua* Mill. (*L. europaea* DC., *Pinus Larix* L., *Larix lariz* [L.] Karsten, Lärche), in den Alpen und Karpathen, im Osten in einzelnen voneinander getrennten Bezirken, südwestlich bis zur Dauphiné, in der Schweiz (nicht im Jura), in den Ostalpen, bis zum mährisch-schlesischen Gesenke, in den nörd-

lichen und siebenbürgischen Karpathen, im Hügelland Südpolens. (Die polnische Form wird auch als eigene Art betrachtet [*Larix caducifolia* Gilib. pr. p., *L. polonica* Racib., vgl. Z. Woycicki, Vegetationsbilder aus dem Königreich Polen, 1912].) Die Lärche ist vorzugsweise ein Hochgebirgsbaum, der die Baumgrenze bildet; in der Dauphine liegt die Höhengrenze bei 2500 m, in den Zentralalpen bei 2000—2400 m, in den Karpathen bei 1580 m, im Gesenke bei 870 m; die untere Grenze liegt in der Schweiz bei 420—1000 m, im Gesenke bei 357 m; außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes wird die Lärche in Mitteleuropa, England usw. viel angepflanzt. Der Baum wird bis ca. 30 m hoch, er entwickelt keine starke Pfahlwurzel, die meisten Seitenwurzeln biegen aber bald abwärts und bilden einen Kranz kräftiger Wurzeln. Äste ziemlich schwach, Zweige hängend, Benadelung licht; junge Zweige kahl, hell-grünlichgelb; Blätter 10—30 mm lang, 30—40 am Kurztrieb, stumpflich, hellgrün; ♀ Blüte purpurrot; Zapfen länglich-eiförmig, 2—4 cm lang, hellbraun, Fruchtschuppen eiförmig-rundlich, am Rücken gefurcht-gestreift, kahl, Deckschuppen zweizähnig mit abgesetzter Spitze,  $\frac{2}{3}$  so lang als Fruchtschuppen, untere mit den Spitzen zwischen den Fruchtschuppen sichtbar. Das Holz der Lärche ist überaus dauerhaft, namentlich unter Wasser, der Splint ist gelblichweiß, das Kernholz rötlich; besonders die Bäume von größeren Höhen in den Alpen besitzen ein sehr dauerhaftes, rotes Holz.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): *L. fossilis* Lauby ist ein Zapfen aus dem Tertiär Frankreichs, *L. decidua* wird für pliozäne Schichten angegeben. Auch durch Holzfunde ist das Auftreten der Gattung im Tertiär belegt. (Vgl. S. 406).

**8. *Cedrus* [Trew] Link, Handb. zur Erk. der Gewächse II (1831) 479, Linnaea XV (1841) 537; Loudon, Arbor. Brit. JV (1838) 2042 (*Larix* spec. aut., *Pinus* Sect. *Cedrus* Endl. Syn. [1847] 135). — Blüten einzeln an Kurzweigen an Stelle der Endknospe. ♂ Blüten am Grunde von einem Blattbüschel umgeben, aufrecht, groß; Stam. zahlreich, Endschuppe ansehnlich, halbelliptisch bis eiförmig, gezähnelt, Sporangien der Länge nach aufsprühend; Pollen mit Flugblasen. ♀ Blüten einzeln aufrecht, am Grunde von einem Blattbüschel umgeben. Zapfen im zweiten oder dritten Jahr reifend, auf dickem Stiel, aufrecht, aus dicht übereinanderfallenden, fest zusammenschließenden Schuppen zusammengesetzt, schließlich zerfallend; Deckschuppe zwischen den Fruchtschuppen versteckt, sehr klein; Fruchtschuppe holzig, groß, breiter als lang; Same mit Harzlücken, geflügelt, Flügel den Samen außen deckend, nicht auf die Unterseite herumgreifend, sehr groß, bleibend; Embryo mit 8—10 Kotyledonen. — Große, immergrüne, unregelmäßig verästelte Bäume mit dicker, rauher, kleinschuppiger Borke; Knospen klein, eiförmig, wenig schuppig; Langzweige mit spiralförmig zerstreuten Blättern, in deren Achseln Kurzweige mit Blattbüscheln entstehen, Kurzweige oft stärker verlängert als bei *Larix*, mehrjährig, öfters zu Langzweigen auswachsend, Blattbüschel mit zahlreichen mehrjährigen Blättern. Blätter starr, spitz, zusammengedrückt, 3—4 kantig, auf allen Seiten mit Spaltöffnungen; Harzgänge zwei randständig. — *κεδρός* war ein Name für verschiedene Coniferen im Altertum (*Cedrus*, *Juniperus*). — Typische Art: *C. libanitica* Trew (*C. libanotica* Link).**

4 Arten im Mediterrangebiet und im West-Himalaya; diese sind sehr nahe miteinander verwandt und können ebenso gut als Varietäten oder Subspecies einer Art betrachtet werden. Alle sind Bergbewohner, und ihre Areale sind durch weite Gebiete voneinander getrennt. *Cedrus libanitica* Trew (1757)\* (*Pinus Cedrus* L. 1753, *Larix patula* Salisb. 1807, *Abies Cedrus* Poir., *Cedrus libanotica* Link 1831, *Cedrus Libani* Barr. ex Loudon 1838 et aut., *Cedrus patula* [Salisb.] K. Koch 1873), auf dem Taurus und Antitaurus bei 1800—2000 m, teilweise waldbildend mit *Abies cilicica* und *Juniperus foetidissima*, ferner auf dem Libanon. Das letztere Vorkommen ist das bekannteste des seit alten Zeiten hochberühmten Baumes, dessen Holz zum Bau des Tempels Salomons gedient haben soll. Nach vielen Berichten älterer und neuerer Reisender (vgl. z. B. Bull. Soc. Dendr. France 1911) ist auf dem Libanon nur noch ein Gehölz von Zedern bei der Ortschaft Bschere vorhanden; unter den Bäumen sind nur wenige stattliche Exemplare, deren Alter fraglich ist; ihr Umfang erreicht 5,60—6,90 m, andere weit höhere Angaben sind übertrieben. Baum bis 40 m hoch, in der Jugend von breit pyramidalem Wuchs, später weitausprezend mit starken Ästen und breiter, flacher Krone, Zweige nicht überhängend; Blätter zu 30—40 gebüschtelt, steif, spitz, stumpf zusammengedrückt 4kantig, 15—35 mm lang, dunkelgrün (oder in der auch wild vorkommenden *f. glauca* hell blaugrün); Zapfen harzig, eiförmig, abgestutzt, 6,5—12 cm lang, reif graubraun; Deckschuppe nur ca. 4 mm lang, lanzettlich; Fruchtschuppe groß, auf dem Rücken rostrot kurzfilzig, im

\*) Ch. J. Trew, *Cedrorum Libani Historia earumque character botanicus cum illo *Laricis*, *Abietis* *Pinique* comparatus*. Nürnberg 1757. Der Autor gibt 2 Tafeln mit Habitusbild und Analysen und bemerkt p. 4: *Tab. prior Cedri Libanitiae totus habitus . . . delineatus*. Da die Figuren-Erklärung genau gegeben wird, ist kein Zweifel, daß der Name *Cedrus libanitica* gültig ist. Der Name *libaniticus* ist wahrscheinlich von dem griechischen Adjektiv *λιβανίτις*, *ιδος* gebildet.

oberen Teile fast rechteckig, oder auch an den Seiten mehr gerundet mit abfallenden Rändern, am oberen Rand etwas eingebogen, im unteren Teil viel schmäler, keilförmig nach dem Grunde verschmäler, bis 4 cm hoch, oben 3,5—5,5 cm breit, Same nach dem Grunde spitzlich verschmäler bis 18 mm lang, Flügel groß, in der Form einer Hälfte der Fruchtschuppe entsprechend. Das Holz der Zeder ist an kultivierten Exemplaren leicht, nicht dauerhaft, am natürlichen Standort hat es einen dichten Kern. Die Art ist in England und Frankreich häufig in Kultur, für Deutschland ist sie nur in günstiger Lage im Westen geeignet. — *C. brevifolia* Dode (*C. Libani* var. *brevifolia* Hook., *C. libanotica* subsp. *C. brevifolia* Holmboe) in den Bergen von Zypern. Blätter viel kürzer, 5—8 mm lang, glauk; Zapfen zylindrisch-oval, am Ende etwas vertieft und im Zentrum mit kurzem stumpfem Fortsatz. — *C. atlantica* Manetti, in den höheren Gebirgen von Algier und des östlichen Marokko (Großer Atlas, Ansegmirtal, Agachi, Mittlerer Atlas); großer Baum, auch im Alter von pyramidaler Form, Äste horizontal abstehend; Blätter 13 bis 15 mm lang, steif, scharfgespitzt, stumpf dreikantig; Zapfen 5—8 cm, zylindrisch-eiförmig. Auch von dieser Art gibt es eine blaugrüne Form. — *C. deodara* (Roxb.) Loud. (*Pinus deodara* Roxb., Himalaya-Zeder, Deodar oder Devadara = Gottesbaum), im nordwestlichen Himalaya von 1300—3200 m, in Afghanistan und Nordbelutschistan; bis 50 m hoch, mit pyramidaler Krone, Äste abspriezend, am Ende hängend; Blätter stumpfkantig, 2—5 cm lang, dunkelgrün oder dunkelblau-grün; Zapfen 8—12 cm lang, eiförmig—zylindrisch, oben stumpf gerundet. Das dauerhafte, harzreiche, starkkriechende, gelbbraune oder dunklere Kernholz ist in Indien ein wichtiges Material für Bauten, Brücken usw.

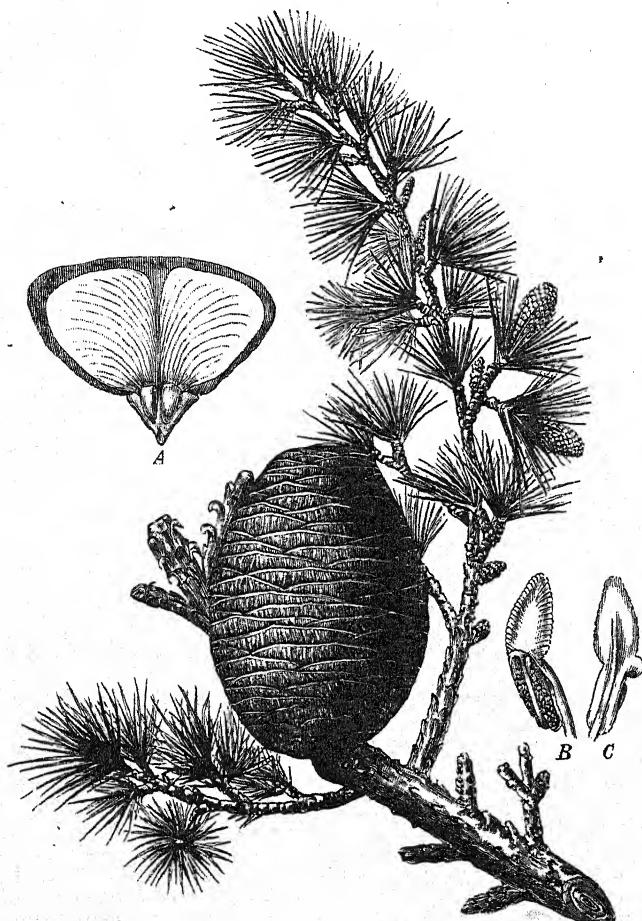


Fig. 176. *Cedrus deodara* (Roxb.) Loud. A Fruchtschuppe von innen mit den Samen. B, C Staubblätter. Hauptfigur um die Hälfte verkleinert, B, C vergrößert. (Unter Benutzung der Abbildung von Lambert, Pinet nach der Natur, E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 74.)

wandtschaft mit *C.* steht aber keineswegs fest, solange ihre Anatomie unbekannt ist, denn auch *Apterostrobus* Gothan et Nagel (s. u.) vereinigt mit *C.* ähnlichem Habitus ganz abweichenden inneren Bau. Solche nur äußerlich bekannte Zapfen sind am besten als *Cedrostrobus* Stopes zu bezeichnen. Dies gilt auch für *Cedrus Leckenbyi* (Carruth.) Schimp. aus dem Grünsand der Insel Wight, *C. Lennieri* Saporta (Untere Kreide von Le Havre), *C. Cornetii* Coemans (Untere Kreide von Belgien) u. a. (vgl. Gothan et Nagel, Jahrb. Preuß. Geol. Land. Anst. 41, 1 [1920] 126). Sicher ist dagegen das Auftreten der Zeder im Tertiär. So findet sich *C. Lopatini* Heer in Tertiär Ostsbiriens und *C. vivaricensis* Boulay im Miozän Frankreichs, hier auch *C. miocenica* Lauby. Zapfenschuppen und Samen einer *Cedrus*-art gibt schließlich Gothan für das Tertiär von Schlesien an.

Die als *Cedroxylon* Kraus beschriebenen Hölzer können, soweit es sich um Abietineen handelt, auch anderen Gattungen der Familie angehören (vgl. S. 406).

**Fossile Arten** (R. K r ä u s e l): Zapfen, die äußerlich an *Cedrus* erinnern, sind mehrfach schon in der Unteren Kreide gefunden worden. Ihre nähere Ver-

Manche der oben genannten Zapfen aus Kreide und Alttertiär können als Mittelformen von *Cedrus* und *Pinus* angesehen werden. Dies gilt auch von

**Apterostrobus** Gothan et Nagel (a. a. O. [1920] 121) Zapfen länglich-gestreckt, Zapfenschuppen mit *Cedrus* übereinstimmend, Samen zu je zwei auf jeder Fruchtschuppe, von der Größe und Form einer Erbse, ungeflügelt, Deckschuppen fehlend oder kaum ausgebildet.

*A. cedroides* Goth. et Nag. im Unter-Eozän bei Greifswald.

9. **Pinus** L. Spec. Pl. (1753) 1000 (hier in weiterem Sinne, incl. *Cedrus*, *Larix*, *Picea*, *Abies*; *Apinus* Necker, Clem. III [1791] 269; *Cembra* Opiz, Seznam [1852] 27; *Strobus* Opiz, in Lotos IV [1854] 94; *Caryopitys* Small, Fl. Southeast. Un. St. [1903] 29 [Typus: *C. edulis* (Engelm.) Small = *P. edulis* Engelm.]).

**Wichtigste spezielle Literatur:** A. B. Lambert, Description of the genus *Pinus*, Folio 1803, 1824, 1837, 80 1832. — Parlato re, *Pinus* Subgen. *Pinus*, in DC. Prodr. XVI. 2 (1864) 378—407. — G. Engelm a n n, Revision of the genus *Pinus*, in Trans. St. Louis Acad. Sc. IV (1880) 161—185. — E. Koe hne, Deutsche Dendrologie (1898) 28—40 — Ch. Mohr, The Timber Pines of the Southern Un. St. Bull. 13 U. S. Dep. Agric. Div. Forestry (1896). — Ch. Sprague e Sargent, The Silva of North America XI (1897). — H. May r, Die Waldungen von Nordamerika (1890) 425—428; Fremdländische Wald- und Parkbäume für Europa (1906) 340—390. — M. T. Masters, A general view of the genus *Pinus*, in Journ. Linn. Soc. XXXV (1904) 560—659, T. 20—23. — W. Z a n g, Die Anatomie der Kiefernadel und ihre Verwendung zur systematischen Gliederung der Gattung *Pinus*. Diss. Gießen (1904), 48 S., 5 T. — Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgesch. Blütenpfl. Mitteleurop. I. 1 (1906) 175—280. — G. Russel Shaw, The Pines of Mexico, Publ. of the Arnold Arbor. no. 1 (1909), 29 S., 22 T.; The Genus *Pinus*, ebenda no. 5 (1914) 96 S., 39 T.; Notes on the Genus *Pinus*, in Journ. Arn. Arbor. V (1924) 225—227. — J. W. Bailey, Anatomical characters in the evolution of *Pinus*, in Americ. Natur. XLIV (1910) 284—293. — P. Ascher son u. P. Grae bner, Synopsis Mitteleur. Flora 2. Aufl. I. (1913) 316—355. — W. Schnei der, Vergleichend-morphologische Untersuchung über die Kurztriebe einiger Arten von *Pinus*, in Flora CV (1918) 385—446, T. 15. — R. B. Thom son, The spur shoot of the Pines, in Bot. Gaz. LVII (1914) 362—385, T. 20—23. — H. Teuscher, Bestimmungstabelle für die in Deutschlands Klima kultivierbaren *Pinus*-Arten, in Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. (1921) 68—114. — M. J. L au r ent, Contribution à l'étude du *Pinus monophylla*, in Rev. Génér. de Bot. XXXVII (1925) 5—21, T. 1—4.

♂ Blüten zahlreich ährenförmig gedrängt an Stelle von Kurzzweigen am Grunde junger Langtriebe, in der Achsel von häutigen Deckblättern; Stam. zahlreich, Anthere mit verschieden geformter, oft breiter Endschuppe, Sporangien längs aufspringend, Pollenkörper mit Flugblasen. ♀ Blüten an Stelle von Seitenzweigen nahe der Spitze junger Langtriebe, scheinbar endständig (subterminal) oder seitenständig (lateral, vgl. unten), einzeln oder zu mehreren, sitzend oder gestielt, am Grunde von häutigen Schuppenblättern umgeben; Deckschuppe häutig, kürzer als die Fruchtschuppe, später verkümmernd; Fruchtschuppen breit, abgerundet. Zapfen gerade oder ± gekrümmmt, von sehr verschiedener Größe bei den Arten, zuletzt meist im ganzen abfallig oder am Zweig persistierend; Samenreife 2—3jährig; Fruchtschuppen holzig, keilförmig prismatisch oder abgeflacht, gegen das Ende hin ± verdickt, der am geschlossenen Zapfen äußerlich sichtbare schildförmige Endteil (Apophyse) entweder ± pyramidal mit erhabenem zentralen oder nach einer Seite verschobenen Gipfel (Umbo), der öfters in eine Spitze (Mucro) ausläuft, oder (Section *Cembra* und *Strobus*) mit endständigem Umbo (die Apophyse im Vergleich zur vorigen gleichsam halbiert); Fruchtschuppen bis zur Samenreife fest zusammenschließend, dann beim Aufspringen nach außen gekrümmmt, selten Zapfen nicht aufspringend, zerfallend; Same selten ungeflügelt, meist mit reitendem, auch außen den Samen nur unvollkommen deckendem, fest angewachsenem oder leichter ablösbarem Flügel; Kotyledonen 4—15. — Gesellig wachsende, lichtliebende Bäume mit Langzweigen und Kurzzweigen; nur im ersten bis höchstens zum dritten Jahre folgen an den Langtrieben Nadelblätter auf die Kotyledonen, sonst an den Langtrieben nur trockenhäutige Schuppenblätter, in deren Achseln ganz kurze beblätterte Kurzzweige entstehen; Kurzzweige mit häutigen Niederblättern und meist 2—5 (selten 1 oder bis 8), 3—6 Jahre bleibenden Nadelblättern, zwischen denen die nicht weiter entwickelte Terminalknospe steht; der Jahreszuwachs aus der Winterknospe aus einem Stockwerk oder aus mehreren bestehend, wobei dann jedes Stockwerk durch die blattlose Basis und eventuell die subterminalen Knospen (resp. ♀ Blüten) charakterisiert ist; Krone ursprünglich pyramidal, später dadurch, daß die Äste stärkeres Längenwachstum als der Stamm zeigen, abgeflacht bis zu flacher Schirmkronenform; Wurzel-

system meist stark entwickelt, mit tiefgehender Pfahlwurzel. — Typische Art *Pinus sylvestris* L.

80—90 Arten (viel zahlreichere Arten beschrieben!) auf der nördlichen Halbkugel, nur auf den Sunda-Inseln den Äquator nach Süden überschreitend, in den Tropen gebirgsbewohnt.

Untergatt. I. *Haploxyylon* Koehne l. c. 28 als Sektion; Shaw l. c. 25. — Divisio *Tenuisquamiae* Masters l. c. 569 (die Gruppe enthält nur die Sektionen *Strobus* und *Cembra*). — Blätter

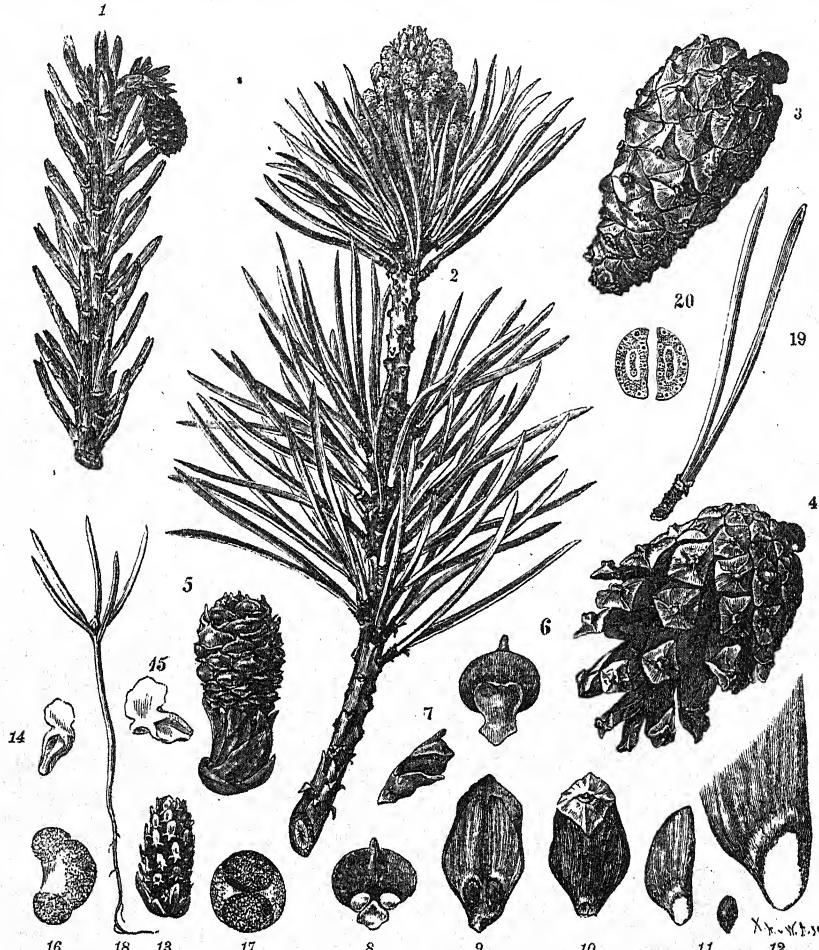


Fig. 177. *Pinus sylvestris* L. 1 Junger Langtrieb mit ♀ Blüte. 2 Zweig, oben mit ♂ Blüten. 3 Zapfen. 4 Derselbe geöffnet. 5 ♀ Blüte, 2/1. 6 Deckschuppe und Fruchtschuppe von außen. 7 Von der Seite. 8 Fruchtschuppe von innen mit Samenanlagen. 9 Dieselbe mit reifen Samen. 10 Dieselbe von außen. 11 Same mit Flügel und ohne Flügel. 12 Unterer Teil, vergr. 13 ♂ Blüte. 14, 15 Geöffnetes Stam. 16, 17 Pollenkorn. 18 Keimpflanze. 19 Kurzweig mit Nadelpaar. 20 Querschnitt des letzteren. (Nach Willkomm, Forstl. Flora; Nat. Pfl.-Fam. 1. Aufl. II. 1. p. 70, Fig. 28.)

mit einfaches Gefäßbündel im Zentralstrang; Basis der Kurzweig-Brakteen nicht herablaufend; Scheiden der Kurzweige allermeist im ersten Jahr abfallig.

Sekt. 1. *Cembra* Spach, Hist. Nat. Veg. Phaner. XI (1842) 398; Endlicher, Syn. Conif. (1847) 138 (*Pinus* § *Cembrae* Loudon, Arbor. Britann. IV (1838) 2274; *Pinus* Sekt. *Haploxyylon* Subsekt. *Cembra* Gruppe *Eucembra* Koehne l. c. 31; *Pinus* A. *Haploxyylon* a. *Cembra* I. *Cembrae* und II. *Flexiles* Shaw l. c. 26). — Apophysis mit endständigem Umbo; Samen dick, ungeflügelt oder kaum geflügelt; Blätter am Kurzweig 5; Scheiden ganz abfallig.

A. Zapfen nicht aufspringend. *Pinus cembra* L., Arve, Zirbe oder Zirbelkiefer (vgl. M. Rikli, Die Arve in der Schweiz, Neue Denkschr. schweizer. Naturf. Ges. XLIV [1909]). Die Arve hat zwei getrennte Verbreitungsgebiete, eines im Alpen-Karpathensystem, das zweite in Nordost-Rußland und

Sibirien\*); sie ist, bis zur Höhengrenze hochwüchsig, in den Alpen und Karpathen ein Charakterbaum des oberen Waldgürtels (in der Zentralschweiz bis ca. 2500 m, in kräftigen Exemplaren selten über 2300 m), aber überall im Rückgang begriffen, besonders in den Karpathen, wo sie, früher weitverbreitet, heute im allgemeinen ein seltener Baum ist (vgl. Pax, Karpathen, in Veget. der Erde); in Rußland liegt ihre Westgrenze etwa im Gebiet der unteren Dwina, die Nordgrenze bei 65°, in Westsibirien bei 66—68°, nach Osten zu tiefer, im Amurgebiet kommt sie südlich des Jablonoi- und Stanowoi-Gebirges vor. Baum, in der Jugend vom pyramidalem Wuchs, später meist mit unregelmäßiger, an exponierten Stellen zerrissener Krone, langsam wachsend, im Alter meist mehrgipflig, dicht benadeln; junge Zweige kurz samtig rotgelb filzig-behaart; Blätter 5—9 cm lang, steiflich, spitz, am Rande fein gesägt, im Querschnitt ungefähr gleichseitig-dreieckig; Zapfen fast kugelig bis eiförmig, 5—8 cm lang, im Frühjahr des dritten Jahres mit den Samen abfallend, reif hell zimtbraun; Fruchtschuppen breit, die Apophyse bis 2 cm breit, schwach konvex, mit stumpfem Umbo, oberseits und unterseits mit Höhlungen zur Aufnahme der Samen; Samen (Zirbelnüsse) groß und schwer, bis 12 mm lang, außen nur von einem schmalen, dünnen Flügelhaut-Rest zangenförmig umschlossen, mit viel fettem Öl und Stärke, wohlgeschmeckend, von Tieren (Eichhörnchen usw.) begehrte, die die größte Menge der Samen vernichten, sie aber auch verschleppen; das harzreiche Holz ist durch Zähigkeit und Dauerhaftigkeit ausgezeichnet, im Kern anfangs hellgelblich, dann bis braunrot nachdunkelnd. — Nahe verwandt, oft auch als Varietät der vorigen Art bezeichnet, *P. pumila* Regel (*P. cembra* B. *pumila* Pallas, Legarve), im östlichen Sibirien bis 68° 30', Kamtschatka, Sachalin, südlich durch das Amur-Gebiet bis zur Mandschurei und Nord-Korea, in Japan in Hondo auf höheren Gebirgen, in Yesso bis auf 1000 m herabgehend; kriechend, Dickichte bildend, buschig, bis 2—3 m hoch, ohne Hauptstamm, die Hauptäste öfters bis 15 m lang kriechend, niederliegend und wurzelnd, die Seitenäste ansteigend; junge Zweige rotbraun behaart; Blätter 4—7 cm lang; Zapfen eiförmig, 3—4,5 cm lang, bald vergehend, zerbrechlich. — *P. koraiensis* Sieb. et Zucc., in Japan, Hondo, zerstreut bei 700 bis 1600 m, im Amur-Gebiet südlich bis Korea, westlich bis zur Mandschurei; bis 30 m hoch, mit lockerer, ± pyramidal Krone; junge Zweige rotbraun behaart; Blätter starr, dreikantig, scharf gezähnelt, 6—10 cm lang, nur an der Bauchseite mit Spaltöffnungen; Zapfen eiförmig-zylindrisch, 9—14 cm lang, nicht aufspringend; die Fruchtschuppen trocken zusammen und legen die Samen bloß, die nur durch Zerfallen des abgefallenen Zapfens frei werden; Fruchtschuppen breit rhombisch-keilförmig, an der Spitze zurückgebogen, runzelig, bis 3 cm lang; Samen bis 14 mm lang, außen von der ganz erhalten gebliebenen Flügelhaut völlig bedeckt. — *P. albicalyx* Engelm. (*P. shasta* Carr.), Gebirgsart des westlichen Nordamerika, oft die Baumgrenze bildend, von Süd-Britisches-Kolumbien bis Kalifornien und an den Rocky Mountains bis Nord-Wyoming; niedriger Baum mit weißlicher Rinde; Blätter 3,5—5,5 cm, starr, dick, ganzrandig; Zapfen 5—7 cm lang, oval oder fast kugelig, Apophyse sehr dick, mit vorspringendem, oft spitzem Umbo.

B. Zapfen aufspringend. *P. Armandi* Franch. (*P. scipioniformis* Masters, *P. Mastersiana* Hayata, *P. levis* Lemée et Leveillé), in Zentral-, Süd- und West-China, auf Formosa; mittelhoher Baum; junge Zweige kahl; Blätter 8—15 cm lang, fein gesägt, Spaltöffnungen nur an der Bauchseite; Zapfen 6—20 cm lang, lang gestielt, Apophyse runzelig, gerundet oder nach dem Ende spitzlich verschmälert, manchmal etwas verlängert und zurückgebogen, Umbo nicht hervortretend; Same außen von der Flügelhaut bedeckt, die in eine kleine Spitze vorgezogen ist. — *P. flexilis* James, Gebirgsart im westlichen Nordamerika, selten unter 1800 m, durch die Rocky Mountains von Alberta bis West-Texas, dann in Kalifornien; junge Zweige weichhaarig; Blätter 3—9 cm lang; Zapfen 6—25 cm lang, eiförmig oder fast zylindrisch; Fruchtschuppen breit, Apophyse dick, kantig, oft verlängert und ± zurückgebogen.

Sekt. 2. *Strobus* Sweet ex Spach, Hist. Nat. Veg. Phaner. XI (1842) 394; Endl. Syn. Conif. (1847) 145 (*Pinus* § *Strobi* Loudon, Arbor. Britann. IV [1838] 2280; *Pinus* Sekt. *Haploxyylon* Subsekt. *Cembra* Gruppe *Strobus* Koehne I. c. 30; *Pinus* A. *Haploxyylon* a. *Cembra* III. *Strobi* Shaw I, c. 30). — Zapfen dünnschuppig, lang; Apophyse mit endständigem Umbo; Samen mit fest angewachsenem Flügel, der den Samen außen völlig bedeckt; Blätter am Kurzweig 5; Scheiden ganz abfallig.

A. Zapfen sehr lang, über 25 cm. *P. Lambertiana* Douglas (Sugar-Pine, Zucker-Kiefer), im westlichen Nordamerika, Kalifornien und Oregon, hoher Baum mit ausgedehnter Krone; junge Zweige schwach weichhaarig; Blätter 7—10 cm lang, gesägt, starr; Zapfen 30—50 cm lang, hängend,

\*) Rikli I. c. 382 unterscheidet die Baumarve und die Legarve (*P. pumila*, vgl. unten) als Unterarten von *Pinus cembra*: *P. cembra* subsp. *typica* Rikli, Baumarve und subsp. *pumila* (Regel) Palla, Legarve. Die erstere Unterart zerfällt weiter in zwei biologische Rassen: a) *subarctica* Rikli (*P. cembra sibirica* Hort.), die nordeuropäisch-sibirische Form, und b) *alpina* Rikli, die Form der Alpen und Karpathen. Die erstere ist schon von Mayr als *P. sibirica* unterschieden worden. Es handelt sich bei den beiden Rassen wesentlich nur um biologische Unterschiede, die nordische keimt rascher und ist lebenskräftiger, schneller im Entwicklungsprozeß, ferner ist bei ihr die Samenschale dünner. Ferner ist noch beschrieben worden *P. coronans* Litw., welche Art als hochwüchsiger Baum in Transbaikalien und dem Sajan-Gebirge bei 1000—1800 m große Wälder bildet; sie soll sich unterscheiden durch kleinere, breit-eiförmige Zapfen, am Rande dickere Schuppen, deren Apophyse kaum kenntlich ist, sowie durch kürzere Blätter.

fast zylindrisch, nach oben zu verschmälert; Fruchtschuppen obovat-oval, Apophyse breit und dick, gerundet oder in ein stumpfes, etwas zurückgebogenes Ende verschmälert; Same groß, mit breitem kurzem Flügel; Holz wertvoll, hellrotbraun; bei Verwundung wird eine zuckerähnliche Masse ausgeschwitzt. — *P. ayacahuite* Ehrenberg, in Gebirgen durch ganz Mexiko, in Guatemala, oft beständig; variiert in bezug auf die Länge des Samenflügels; bis über 20 m hoch; Blätter 10—20 cm lang, gesägt; Zapfen 25—45 cm lang, fast zylindrisch; Fruchtschuppen elliptisch-oval, Apophyse ± verlängert und am Ende zurückgebogen bis zurückgerollt.

**B.** Zapfen kleiner. — **Ba.** Junge Zweige dicht filzig, hellbraun. *P. monticola* Douglas, Western White Pine, im westlichen Nordamerika von Vancouver Island und Süd-Britisches-Kolumbien bis Kalifornien; Blätter dicklich, starr, 4—10 cm lang; Zapfen bis 20 cm lang. — **Bb.** Junge Zweige kahl oder schwach behaart. — **Bba.** Fruchtschuppen verhältnismäßig dünn, in ihrer Form der Zapfenoberfläche entsprechend. *P. strobus* L., Weymouths-Kiefer, White Pine oder Pumpkin Pine, von weiter Verbreitung im östlichen Nordamerika, Nordgrenze von Neufundland nach Manitoba, Kanada, nördl. Ver. Staaten und entlang den Alleghanies bis Ost-Kentucky, Tennessee, Nord-Georgia, besonders in Neufundland und Ost-Kanada, oft in reinen Beständen, im südlichen Gebiet kleinwüchsiger und weniger verbreitet; bis 30—40 m hoch, Rinde dick, grau, mit plattenförmigen Schuppen; Winterknospen eiförmig, spitz, 1 cm lang; Blätter weich, dünn, blaugrün, 6—14 cm lang; Zapfen zylindrisch, schmal, 8—20 cm lang; Fruchtschuppen bald spreizend, obovat-oval, dünnrandig, Apophyse glatt, gerundet, mit kleinem, stumpflichem Umbo; Same lang geflügelt; Holz wertvoll. — **Bbβ.** Fruchtschuppen stärker konvex. *P. excelsa* Wallich, im temperierten Himalaya weitverbreitet, bis Ost-Afghanistan, fehlend in Sikkim und Zentral- und Nordwestkumamon; bis 50 m hoher Baum mit breit pyramidaler Krone, Rinde aschgrau, lange glatt bleibend; Winterknospen zylindrisch, spitzlich; Blätter 10—18 cm lang, schlaff, fein gesägt; Zapfen 15—25 cm lang, schmal zylindrisch; Fruchtschuppen bis 4,5—5,5 cm lang, stark konvex, Apophyse ca. breit rhombisch (am oberen Rand mehr gerundet), Umbo stumpf, etwas hervorragend; Same lang geflügelt; Holz wertvoll. — Nahe verwandt *P. peuce* Griseb. (*P. vermicularis* Janka), in den mittleren Balkanländern von Ostmontenegro bis Mazedonien und Ostrumelien; niedriger bis mittlerer Baum, an der Höhengrenze auch buschig; Winterknospen fast kugelig, mit aufgesetzter Spitze; Blätter aufrecht, steif; Spitzchen der Anthere schmal (bei *P. excelsa* breit). — *P. parviflora* Sieb. et Zucc. (*P. pentaphylla* Mayr), in Gebirgen von Hondo, Japan, selten über 20 m hoch, mit schmaler Krone; Blätter gekrümmt, 3—8 (meist 4—6) cm lang, fein gesägt; Zapfen fast sitzend, eiförmig bis fast zylindrisch, 4—10 cm lang; Apophyse nach der Spitze zu plötzlich konvex, eingebogen. — Nahe verwandt *P. formosana* Hayata (*P. morrisonicola* Hayata) von Formosa; Zapfen eiförmig-elliptisch, Fruchtschuppen leicht zurückgekrümmt, ferner *P. Uyematsui* Hayata von Formosa, Zapfen bis 10 cm lang, zylindrisch. —

**Sekt. 3.** *Paracembra* Koehne l. c. (1893) 32 (*Pinus A. Haploxyylon* b. *Paracembra* Shaw l. c. 36). — Apophyse der Fruchtschuppe dick mit zentralem Umbo (vom Typus der Untergattung *Diploxyylon*); Tüpfel der Markstrahlzellen klein; Blätter in wechselnder Zahl am Kurzweig, 1—5; Kurzweigscheiden abfallig oder sich in zurückgerollte Schuppen auflösend (Ausnahme *P. Nelsonii*); Same ungeflügelt oder geflügelt.

**Untersekt. 1.** *Gerardianae* (*Pinus* Sect. III *Ternatae* § VIII *Gerardianae* und § XI *Llaveanae* Loudon, Arbor. Brit. IV [1838] 2254 und 2267; *Pinus* Sect. II. *Pinaster* *Cembroides* und *Gerardianae* Engelmann l. c. [1880] 176; *Pinus* IV. *Cembroides* und V. *Gerardianae* Shaw l. c. 38; *Pinus* Section *Parrya* Mayr l. c. [1890] 427, l. c. [1906] 371; *Pinus Haploxyylon Paracembra* Gruppe 2. *Parrya* Koehne l. c. 32). — Same fast oder ganz flügellos.

**A.** Same mit ganz kurzem, leicht ablösbarem Flügel; Kurzweigscheiden abfallig; Blätter zu drei. *P. Bungeana* Zucc., in China, Hupeh, selten wild gefunden, öfters an Tempeln in China kultiviert; bis 25 m hoch, mit milchweißer Rinde; junge Zweige kahl; Blätter 6—10 cm lang, fein gesägt; Zapfen kurz eiförmig, 5—7 cm lang; Apophyse vierseitig, Umbo mit kurzem Stachel; Same 9 mm lang, Flügel kurz, stumpf, Flügelhaut als Rand und auch in Fetzen auf der Außenseite des Samens erhalten. — *P. Gerardiana* Wall., im Nordwesthimalaya und Nordafghanistan, an trocknen Standorten; niedriger Baum, selten bis 20 m hoch, Rinde grau, Borke in breiten Stücken sich lösend; junge Zweige kahl; Blätter steif, 6—10 cm lang, fein gesägt; Zapfen eiförmig oder oval, 9—15 cm lang; Apophyse sehr dick, oft am Ende zurückgekrümmt, Umbo gespitzt; Same 2 cm lang, schmal, drehrund. Der eßbare große Same ist ein wertvolles Nahrungsmittel.

**B.** Same ganz flügellos ausfallend, auch der Rand der Flügelhaut bleibt an der Fruchtschuppe sitzen; Blätter zu 1—4 (ausnahmsweise 5); Kurztriebscheiden bald zurückgerollt, dann ganz abfallig (Ausnahme *P. Nelsonii*). — **Ba.** Scheiden zurückgerollt. — **Baa.** Zapfen ungefähr kugelig, klein, unregelmäßig breit geöffnet, Nut-Pines. *P. cembroides* Zuccar. (*P. Llaveana* Schiede, *P. osteosperma* Engelm.), in Südarizona, Niederkalifornien und Nordmexiko; buschig wachsender Baum; Blätter zu 2—3, ziemlich dünn, gänzrandig, 2,5—5 cm lang; Zapfen bis fast 5 cm breit; nur die mittleren Fruchtschuppen fertig, konkav, Apophyse groß und dick, vierkantig, Umbo mit kurzer, zurückgebogener Spitze; Same dick, bis 1½ cm lang. — *Pinus edulis* Engelm. (*Caryopitys edulis* Small, auch als Varietät von *P. cembroides* Zucc. angesehen), in Kolorado bis zur Ostgrenze von Utah und SüdwestWyoming, New Mexiko, Westtexas, Arizona, N. Mexiko; Blätter meist zu 2, seltener 3, starr, gespitzt, 2—3,5 cm lang; Zapfen klein. — *P. monophylla* Torrey, in Utah, Arizona, Südost- und

Niederkalifornien, Blätter meist einzeln am Kurzzweig, drehrund, gelegentlich zu zweit und halbdrehrund, starr, bis ca. 5 cm lang. — *P. quadrifolia* Sudworth (*P. Parryana* Engelm. non Gordon), in Niederkalifornien, selten in Südkalifornien; Blätter meist zu 4, selten einzeln oder bis zu 5, starr. Die vier erwähnten, an trocknen Standorten im südwestlichen Nordamerika und in Nordmexiko vorkommenden nahe verwandten Arten sind auch als zu einer Art gehörig betrachtet

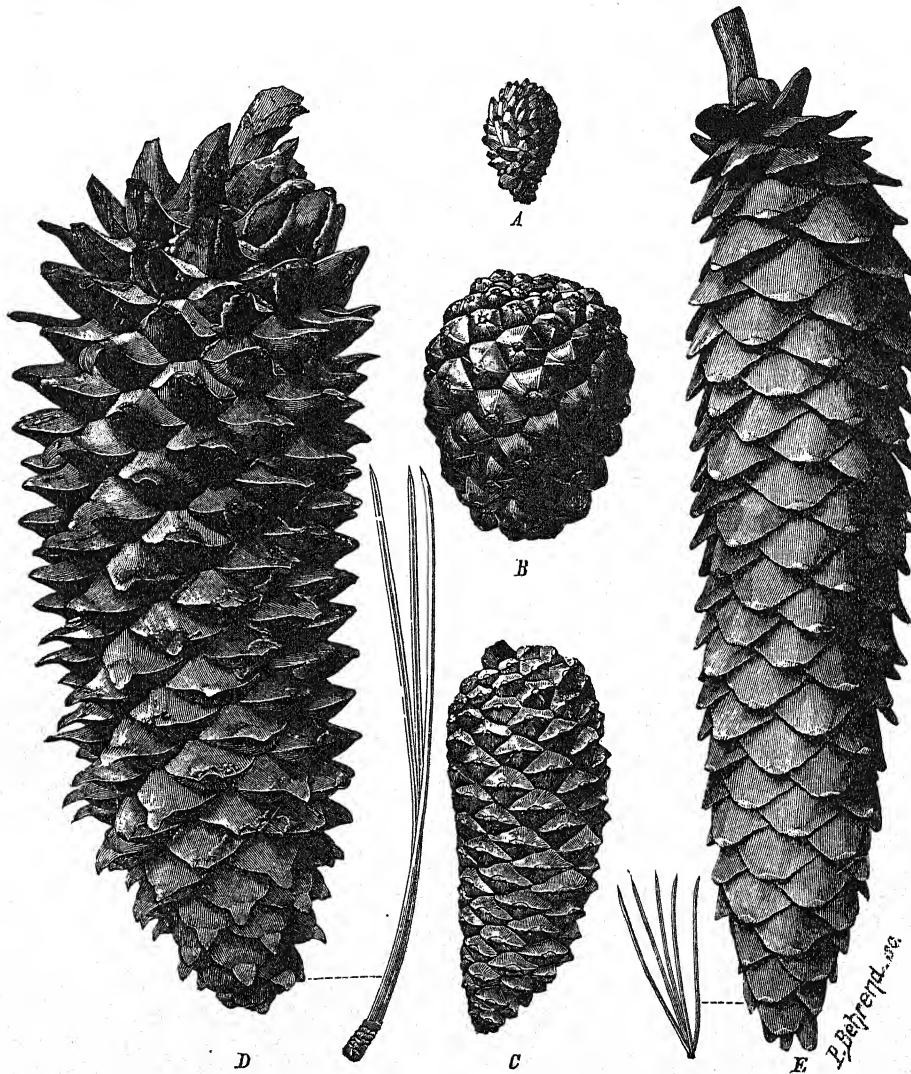


Fig. 178. Zapfen verschiedener *Pinus*-Arten, bei D und E mit den zugehörigen Nadelbüscheln. A *P. montana* Mill. subsp. *uncinata*. B *P. pinea* L. C *P. maritima* Lam. D *P. Coulteri* Don. E *P. Lambertiana* Douglas. Nach der Natur (photograph.), alles  $\frac{1}{3}$  der natürl. Größe. (Nach E. P. I. Aufl. II. 1. p. 72.)

worden, vgl. z. B. Voss, in Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. 1907, 95, der vier Varietäten von *Pinus cembroides* bildet. — Baß. Zapfen zylindrisch. *P. Pinceana* Gord., in Zentralmexiko; Blätter zu drei; Zapfen gestielt, 6—9 cm lang. — Bb. Scheiden peristierend. *P. Nelsonii* Shaw, in Nordost-Mexiko; Blätter zu drei, ± vereint, so daß ein pseudomonophyller Kurzzweig entsteht, fein gesägt, 6—9 cm lang; Zapfen 6—12 cm lang, lang gestielt, zylindrisch. Die nach Fruchtschuppen- und Samenform in die Gruppe von *P. cembroides* gehörige Art ist durch die angegebenen Merkmale sehr auffallend.

Untersekt. 2. *Baltourianae* (*Pinus* Sekt. *Balfouria* Mayr [1890] 428; *Pinus Haploxyylon*

*Paracembra* Gruppe 1. *Balfouria* Kochne l. c. 32; *Pinus* VI. *Balfourianae* Shaw. l. c. 42). — Same geflügelt; Blätter meist zu 5 am Kurzzweig.

A. Blätter zu 2 am Kurzzweig, flach, 2 mm breit, 3—4 cm lang; Zapfen breit eiförmig, 4—5 cm lang; Zapfenschuppen 1,5—2 cm lang, mit dicker Apophyse. *P. Krempfii* Lecomte, in Annam bei 1350 m.

B. Blätter zu 5 am Kurztrieb. — Ba. Scheiden der Kurzzweige zurückgerollt. Flügel leicht ablösbar; Umbo mit langer scharfer Spitze. *P. aristata* Engelm., an der Baumgrenze von Kolorado bis Nevada, Nordanzona und Südwestkalifornien; buschartiger Baum; am Samen bleibt von der Flügelhaut nur der zangenförmige Rand übrig, der sich leicht mit dem Flügel ablöst. — Bb. Scheiden der Kurzzweige abfallig; Flügel fest angewachsen; Umbo mit kurzer zurückgebogener Spitze. *P. Balfouriana* Murray, Foxtail-Pine, alpine Art in Kalifornien; Blätter 2—4 cm lang, ganzrandig, lange persistierend; Zapfen 7—12 cm lang; Apophyse dick, quer gekielt.

Untergattung II. *Diploxyylon* Koehne l. c. 30 als Sektion; *Divisio Crassisquamae* Masters l. c. 570 zum größten Teil. — Blätter mit doppeltem Gefäßbündel im Zentralstrang; Basis der Kurzzweigblätter herablaufend; Flügelhaut den Samen fast immer nur zangenförmig umgebend, der Flügel leicht ablösbar (Ausnahme *P. longifolia* und *P. canariensis*); Scheiden der Kurzzweige fast immer persistierend (Ausnahme bei einigen Arten von Sekt. *Pseudostrobus*, bei denen die Scheiden ganz abfallen); Apophyse ± vorgewölbt, oft pyramidal, mit zentralem, oft mit Stachelspitze versehenem Umbo. —

#### Übersicht über die Sektionen.

A. Samenflügelhaut dem Samen angewachsen . . . . . Sektion 4. *Sula*.  
B. Samenflügel den Samen nur zangenförmig umgreifend, leicht ablösbar.

a. Blätter am Kurzzweig zu 2 (gelegentlich auch 2—3).

a. Samenflügel vollkommen.

I. Jahreszuwachs eingliedrig, Zapfen klein, geöffnet . . . . . Sekt. 5. *Eupitys*.

II. Jahreszuwachs mehrgliedrig, Zapfen oft persistierend, ± spät geöffnet Sekt. 6. *Banksia*.

β. Samenflügel unvollkommen, Same groß . . . . . Sekt. 7. *Pinea*.

b. Blätter am Kurzzweig zu 3—5.

a. Harzgänge des Blattes an der Endodermis gelegen . . . . . Sekt. 8. *Australes*.

β. Harzgänge des Blattes im Parenchym oder dem Hautgewebe anliegend.

I. Harzgänge dem Hautgewebe anliegend . . . . . Sekt. 9. *Khasia*.

II. Harzgänge im Parenchym.

1. Zapfen meist symmetrisch, abfallend, geöffnet; Jahreszuwachs allermeist 1gliedrig,

Blätter meist zu 5 . . . . . Sekt. 10. *Pseudostrobus*.

2. Zapfen oft schief, meist spät geöffnet, meist persistierend; Jahreszuwachs mehr-

gliedrig, Blätter zu 3 . . . . . Sekt. 11. *Taeda*.

Sekt. 4. *Sula* Mayr, Waldungen Nordam. (1890) 428 (*Pinus* § *Canarienses* Loudon, Arbor. Britann. IV [1888] 2261 z. Th.; *Pinus* VIII. *Longifoliae* Shaw l. c. 25). — Samenflügelhaut dem Samen angewachsen; Scheiden persistierend; Blätter zu 3; Jahreszuwachs 1gliedrig; Zapfen symmetrisch, spät geöffnet, mittelgroß; Harzgänge dem Hautgewebe anliegend. *P. longifoliae* Roxb., im Himalaya, von Bhootan bis Afghanistan, meist von 500—2000 m; bis 30 m hoch, oft niedriger; Blätter 20—30 cm lang, dünn, zuletzt hängend; Zapfen 10—17 cm lang, eiförmig-konisch, Apophyse glänzend braun oder rotbraun, stark vorspringend, quergekielt, nach oben zu verschmälert und breit stumpf schnabelförmig zurückgebogen. — *P. canariensis* Smith, auf den Canaren; hoher Baum mit ausgebreiteter Krone; Knospenschuppen am Rande lang fein gewimpert; Blätter hellgrün glänzend, 20—30 cm lang, dünn; Zapfen kurz gestielt, 10—17 cm lang, eiförmig-konisch, Apophyse nußbraun, ± glänzend, ± pyramidal-erhaben, scharf quergekielt; Samenflügel lang, dunkelgrau.

Sekt. 5. *Eupitys* Spach, Hist. Nat. Végét. XI (1842) 374 emend. (*Pinus* Sect. *Pinaster* Endl. Syn. [1847] 166 z. Th.; *Pinus* X. *Lariciones* Shaw l. c. 25). — Harzgänge dem Hautgewebe anliegend oder im Parenchym. —

A. Zapfen groß, persistierend, öfters nicht geöffnet. *P. maritima* Lam. (1778); *P. pinaster* Solander 1789; *P. syrtica* Thore; Pin noir, Pin maritime; da der älteste Name *P. maritima* Miller ganz zweifelhaft ist, wird der Name für die Lamarck'sche Art beibehalten), Küstenländer und Inseln des westlichen Mittelmeergebietes; bis 30 m hoch; Pfahlwurzel tiefeigehend; Krone kegelförmig, Rinde rötlichgrau bis braunrot; Jahreszuwachs manchmal mehrgliedrig; Winterknospe harzfrei, Schuppen groß, weißrandig; Blätter 12—20 cm lang, glänzendgrün, fast stehend; Zapfen kurz gestielt, länglich kegelförmig, oft etwas gekrümmmt, ungleichseitig, Apophyse glänzend braun, bis 15 mm breit, quergekielt, Umbo spitz, oft hakig abwärts gekrümmmt; Same schwarz, 7—8 mm lang, Flügel 3—4 mal so lang als Same.

B. Zapfen kleiner, geöffnet. — Ba. Harzgänge des Blattes dem Hautgewebe anliegend. — Bb. Harzgänge besonders groß, vom Hautgewebe oft bis an die Endodermis reichend. *P. tropicallis* Morelet (*P. terthrocarpa* Shaw), Westküba und Pinos; Blätter 15—30 cm lang, starr, dicklich; Zapfen 5—8 cm lang, konisch-eiförmig, symmetrisch, Apophyse klein, flach, gelbgrün, deutlich quergekielt, mit kleinem Umbo. — Ba. Harzgänge typisch am Hautgewebe. — Ba. Blätter dünn

und  $\pm$  lang. *P. resinosa* Aiton, Red Pine, Neu-Schottland, Kanada westlich bis Winnipeg, nordöstliche Ver. Staaten, an trocknen sandigen oder felsigen Standorten, meist bis 20–25 m hoch; Knospen harzig; Blätter dünn, beweglich, fein gesägt, 12–15 cm lang; Zapfen konisch-eiförmig, symmetrisch, 4–6 cm lang, Apophyse gelblich-braun, quergekielt, schwach verdickt, Umbo stumpf. — *P. Massoniana* Lambert, in ebenen Gebieten des südlicheren China verbreitet und angepflanzt; 25–30 m hoch; Blätter 12–20 cm lang, dünn; Zapfen konisch-eiförmig, symmetrisch, 4–7 cm lang, Apophyse nußbraun, flach oder etwas erhaben, Umbo meist stumpf. — *P. densiflora* Sieb. et Zucc. (Aka-matsu, Japan. Rotkiefer), in den Bergwäldern Zentraljapans; bis 30–35 m hoch; Blätter 7–12 cm lang, dünn, fein gesägt; Zapfen öfters einige Jahre bleibend, symmetrisch, 3–5 cm lang, Apophyse gelbbraun, flach oder schwach erhaben, Umbo hervortretend. — *Ba/II.* Blätter meist kürzer, derb und starr. *P. sinensis* Lambert (nach Sh a w hierher: *P. tabulaeformis* Carr., *P. leucosperma* Maxim., *P. funebris* Komarov, *P. Henryi* Masters, *P. prominens* Masters, *P. Wilsonii* Shaw, wahrscheinlich auch: *P. Argyi* Lemée et Léveillé, *P. nana* Faurie et Lemée, *P. Cavaleriei* Lemée et Léveillé), in Zentral- und Westchina bergbewohnend, im nördlichen China und Korea in tieferen Lagen, weit verbreitet, nach den Standorten variabel, im nördlichen China niedrig, flach-kronig, weiter südlich mittelhohler Baum; Blätter 10–15 cm lang; Zapfen eiförmig, symmetrisch oder schief, 4–9 cm lang, Apophyse glänzend, schließlich dunkel nußbraun, vorspringend. Sh a w unterscheidet in dem Formenkreis der Art zwei Varietäten, var. *yunnanensis* (*P. yunnanensis* Franch.), zu der die Formen mit den längsten Blättern und größten Zapfen gehören und var. *densata* (*P. densata* Masters, *P. prominens* Masters), bei der die schiefe Zapfenform mit vortretenden Apophysen am meisten ausgebildet ist — *P. sylvestris* L. (Kiefer, Föhre). Literatur: Kirchner, in Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgesch. Blütenpfl. Mitteleuropas I 1 (1906) 175–202; Aschers. Graebn., Syn. Mitteleur. Flora 2. Aufl. I (1913) 337–345; Willkomm, Forstl. Flora 2. Aufl. (1887); A. Dengler, Die Horizontalverbreitung der Kiefer (*Pinus sylvestris* L.), Mitt. aus dem forstl. Versuchswesen Preußens 1904. Die Kiefer ist über ein ausgedehntes Verbreitungsgebiet in fast ganz Europa und in einem großen Teil Nordasiens unregelmäßig verteilt; sie erreicht in Nordwestnorwegen bei 70° ihre Nordgrenze, die dann nach dem Petschoragebiet auf 67° absteigt, um dann mehr südlich zu verlaufen; in Sibirien geht die Nordgrenze fast bis zum Polarkreis; der östlichste Punkt liegt am Südabhang der Werchojanskischen Gebirge bei etwa 150° ö. L., dann verläuft die Ostgrenze zum Stanowoigebirge, zum oberen Amur, Daurien, Baikalien, Altai; die Südgrenze geht durch Südrussland bei ca. 50°, durch die Siebenbürgischen Karpathen, Norditalien, die Seealpen, Südfrankreich, die Pyrenäen, die Sierra Nevada (südlichster Punkt 37°). Ein isoliertes Gebiet umfaßt dann noch die Gebirge der Krim und Teile von Kaukasien, Kleinasien und Persien (*P. pontica* Koch, *P. armena* Koch). In Deutschland bildet die Kiefer besonders im östlichen Teile des nördlichen Flachlandes große Bestände (auf Sandboden oft reine Bestände mit xerophiler Bodenvegetation). Gewöhnlich bis 30 m hoch, selten bis 40 m; die Hauptwurzel wird im Sandboden zu einer tiefgehenden Pfahlwurzel; die Verzweigung ist in der Jugend regelmäßig, später wird die Krone kuppelförmig oder unregelmäßig schirmförmig, licht (die Kiefer hat großes Lichtbedürfnis); die Borke ist anfangs gelbrot, abblätternd, später rissig, graubraun; Winterknospen harzfrei; Blätter meist 4–5, selten bis 7–8 cm lang, gerade, steif, spitz; Zapfen eiförmig bis kegelförmig, gestielt, 2,5–7 cm lang, graubraun, Apophyse flach oder pyramidal erhaben, am oberen Ende flach oder etwas konkav, Umbo klein, glatt, glänzend; Same 3–4 mm lang, schwärzlich oder grau, Flügel 3mal so lang. Von den beschriebenen Formen der Kiefer seien folgende erwähnt: f. *turcosa* (Moorkiefer), meist zwischen *Sphagnum* wachsend, von krüppelhaftem Wuchs und dünner, kurzer Benadelung, Zapfen klein; f. *monticola* Schröter, ausgezeichnet durch die regelmäßige und reichliche Entwicklung ♂ Blüten, so daß die Jahreslangtriebe aus einem unteren unblätterten und einem oberen kurzen, dicht beblätterten Teil bestehen, die Blätter mitunter bis 9 Jahre andauernd. Erheblicher verschieden vom Typus ist var. *engadinensis* Heer: Knospen harzig; Blätter nicht über 4 cm lang, dick und starr, bis 2 mm breit; Zapfen, besonders aufgesprungen, glänzend; Umbo groß, stumpf, oft mit schwärzlichem Ring; niedriger Baum im Engadin; nahestehend die aus dem nördlichen Skandinavien beschriebene *P. Friesiana* Wöhler (*P. lapponica* Mayr). — *P. montana* Miller (Bergkiefer); Literatur vgl. bei *P. sylvestris*; subalpine Region der mittel- und südeuropäischen Gebirge, auch auf Mooren der Vorgebirge und nördlich bis zum Lausitzer Flachland, oft große Bestände bildend; Bewurzelung flach, auf Torfmoorboden ohne Pfahlwurzel; Wuchsform verschieden: entweder Baum bis 25 m Höhe oder niedriger, mit kurzem Stamm und pyramidalen Krone oder mit mehreren un gefähr gleichartigen Hauptstämmen oder (Legföhre, Knieholz) ohne Hauptstamm mit nach allen Seiten gerichteten niederliegenden und dann mit knieförmiger Biegung nach oben gerichteten Ästen; Winterknospen harzig; Holz dicht und schwer; Blätter 2–5 cm lang, stumpflich, beiderseits lebhaft grün; Zapfen oft quirlig, 2–5 cm lang, glänzend, Apophyse verschieden gestaltet, immer um den meist großen Nabel mit schwärzlichem Ringe. Nach der Zapfenform werden 3 Unterarten unterschieden: 1. subsp. *uncinata* (Antoine); Apophyse auf der freien Seite des Zapfens stärker hervorragend, als auf der dem Zweig zugewandten, bis pyramidenförmig und nach dem Grunde des Zapfens zurückgekrümmt, Umbo daher exzentrisch; dabei die beiden Varietäten: var. *rostrata* mit stark hakigen Apophysen und var. *rotundata* mit schwach ausgebildeten Haken; baumförmig oder strauchig, selten als Knieholzform, im Gesamtgebiete der Art. 2. subsp. *pumilio* (Haenke), Knieholz,

Krummholz, Latsche; Zapfen ringsum gleichmäßig ausgebildet, eiförmig bis fast kugelig, bis zur Reife deutlich bereift, Umbo eingedrückt; Knieholzform, bestandbildend in der subalpinen Region der Alpen, des Jura, des Schwarzwaldes, im Riesen- und Isergebirge, Böhmis-Bayrischen Wald, Karpathen, auch auf Mooren. 3. subsp. *mugus* (Scop.); Zapfen ähnlich wie bei voriger, aber niemals bereift, Apophyse quergekielt, mit zentralem, eine Stachelspitze tragendem Umbo; Knieholzform, in den Alpen (besonders Ostalpen) und den Balkanländern. — **Bb.** Harzgänge im Parenchym. — **Bba.** Zapfen ± zylindrisch. *P. Merkusii* Jungh. et De Vriese (*P. sumatrana* Jungh.), Philippinen, Java, Sumatra, Borneo, in Unterburmah und Cochinchina; Blätter dünn, 15—25 cm lang; Zapfen einzeln, zylindrisch, schmal, 5—8 cm lang, Apophyse rotbraun mit hervorragendem Querkiel, Umbo etwas eingedrückt. — **Bbβ.** Zapfen ± oval-eiförmig. *P. Thunbergii* Parl. (Schwarzkiefer, Kuro-matsu), Japan, südliches Kiushiu bis Nord-Hondo, Küstenart, auch auf Quelpaert (Korea), viel gepflanzt; mit dunkelbelaubter Krone; Winterknospen weiß, ansehnlich; Blätter 6—11 cm lang, hart, steif, spitzig; Zapfen 4—6 cm lang, eiförmig bis eiförmig-konisch, symmetrisch, Apophyse nußbraun, flach oder konvex, Umbo hervortretend, Stachel ± persistent. Verwandt *P. luchuensis* Mayr auf Liukiu, mit später Borkebildung, daher oberer Teil des Stammes mit glatter Rinde, Blätter 12—16 cm lang. — *P. nigra* Arnold\*) (*P. maritima* Mill.?, *P. laricio* Poir.), vom südlichen Spanien bis zum cilizischen Taurus, Verbreitung in nord-südlicher Richtung vom Wiener Wald bis Sizilien und Kreta; Baum mit dunkelschwarzgrauer, rissiger Rinde, junge Zweige mit schuppig abblätternden Blattkissen; Winterknospen harzig; Blätter 8—15 cm lang, starr, spitz, fein gesägt; junger Zapfen sehr kurz gestielt, ausgewachsener fast sitzend, 4—9 cm lang, symmetrisch, Apophyse gelb-braun, glänzend, Same mit Flügel bis 25 mm lang. Die Art zerfällt in 3 Varietäten: 1. var. *austriaca* (*P. laricio* *austriaca* Antoine, *P. austriaca* Höss, *P. nigra* Arnold, *P. nigricans* Host, Schwarzföhre), in den Ostalpen, Karpathen, n. Balkan, Galizien; bis 35 m hoch, Krone breit eiförmig, junge Zweige graubräunlich; Blätter dunkelgrün, glänzend; Kiel der mittleren und oberen Apophysen scharf. 2. var. *Poiretiana* (*P. laricio* *a.* *Poiretiana* Antoine, *P. laricio* Poiret, in Spanien, Unteritalien, Korsika, Sizilien, Griechenland, Kreta; bis 45 m hoch; junge Zweige lichtbraun; Blätter mehr graugrün; Apophyse mit stumpfem Querkiel. 3. var. *Pallasiana* (*P. laricio* *y.* *Pallasiana* Antoine, *P. Pallasiana* Lamb.), in Kleinasien, in der Krim; junge Zweige fahlgelb; Blätter sehr starr, dunkelgrün; Zapfen etwas größer, Apophyse mit stumpfem Kiel. — Nahe verwandt *P. leucodermis* Antoine (*P. Heldreichii* Christi?, *P. pindica* Formanek), im nördlichen Balkan; jüngere Zweige schuppig gefeldert, weißgrau; Knospen harzfrei.

S e k t. 6. *Banksia* Mayr, Wald. Nordam. (1890) 426 (Sect. *Murraya* Mayr, Fremdl. Wald- und Parkb. [1906] 351). — Zapfen durchschnittlich klein; Harzgänge des Blattes im Parenchym; Markstrahlzellen dünnwandig, Kreuzungsfeldtüpfel ziemlich zahlreich und klein, Quertracheiden mit zackigen Verdickungen.

**A.** Umbo mit starkem, persistierendem, dornartigem Fortsatz. *P. pungens* Lambert, im östlichen Nordamerika von Pennsylvania bis Nord-Karolina und Ost-Tennessee, öfters in großen reinen Beständen; niedriger Baum; Blätter starr, fein gesägt, dunkelblaugrün, 3—7 cm lang; Zapfen symmetrisch oder etwas schief, persistierend, bei der Reife geöffnet oder noch 2—3 Jahre geschlossen, meist zu 3—4, 5—9 cm lang, Apophyse rotbraun, erhaben, quergekielt, Umbo mit sehr starker eingebogener oder im unteren Teil des Zapfens zurückgekrümpter Dornspitze. — *P. muricata* D. Don, in Kalifornien, Baum meist 12—15 m, manchmal bis 30 m hoch; Blätter starr, gesägt, dunkelgelbgrün, 10—15 cm lang; Zapfen ungleichseitig entwickelt, eiförmig-obläng, persistierend, spät geöffnet, meist zu 3—4, 5—9 cm lang, Apophyse konisch-erhaben, dick, quergekielt, Umbo mit starkem Dorn von wechselnder Größe.

**B.** Umbo mit kurzem Stachel oder ohne Stachel. — **Ba.** Blätter sehr kurz. *P. Banksiana* Lambert (*P. divaricata* Du Mont de Courset?, *P. Hudsonia* Poir., Banks-Kiefer, Gray Pine, Jack Pine), die nördlichste amerikanische Art, im Mackenzie-Tal bis 65°, südlich bis Zentral-Minnesota und südl. Ufer des Michigan-Sees, östlich durch Kanada und bis Nord-Vermont, Süd-Maine und Nova Scotia, im nördlichen Teil des Gebietes reicher entwickelt, besonders auf Sandboden; bis 25 m hoch, oft niedriger, bis strauchig; Borke dünn, dunkelbraun, in kleine Schuppen zerspaltend; Winterknospe eiförmig, harzig; Zweige dünn, mit lockerer Benadelung; Blätter dunkelgrün, fein gesägt, 2—4 cm lang; Zapfen konisch-oval, schief, Schuppen oft unregelmäßig entwickelt, persistierend (bis 12—15 Jahre), unregelmäßig sich öffnend, gewöhnlich mehrere Jahre geschlossen, 3—5 cm lang, Apophyse gelbbraun glänzend, flach, Umbo klein, konkav. — *P. contorta* Douglas (*P. Bolanderi* Parl., *P. tamrac* Murray, *P. tenuis* Lemmon, Scrub-Pine), von Alaska bis Kalifornien, in Britisch-Kolumbien, Oregon, Washington, auf sumpfigem Gelände und Sanddünen; an der Küste ein kleiner, dichtwüchsiger Baum, im Inneren höher (var. *Murraya*); Blätter spitz, dunkelgrün, 3—5 cm lang; Zapfen meist schief, persistierend, spät geöffnet, 2—5 cm lang, Apophyse ± erhaben, quergekielt, Umbo mit dünner, ± zurückgekrümpter Stachelspitze. — **Bb.** Blätter länger. — **Bba.** Umbo mit persistierendem Stachel. *P. clausa* Vasey, Küsten von Alabama und Florida; kleiner Baum; Blätter biegsam, gesägt, 5—9 cm lang; Zapfen symmetrisch, konisch-eiförmig, zurückgebogen, fast sitzend

\*) Über eine Einteilung der Gesamtart *P. nigra* nach anatomischen Merkmalen vgl. K. Ronniger in Verh. Zool. Bot. Ges. Wien LXXXIII, 1923 (1924) (127).

oder kurz gestielt, gewöhnlich zu mehreren, persistierend, oft spät geöffnet, 5–8 cm lang, Apophyse pyramidal erhaben, quergekielt, mit vorspringendem Umbo mit scharfem, kurzem Stachel. — *P. virginiana* Miller (*P. inops* Solander, Jersey-Pine, Scrub Pine), im östlichen Nordamerika von Newyork bis Georgia und nordöstl. Alabama, dann durch Tennessee und Kentucky bis südöstl. Indiana, in den atlantischen Staaten niedrigerwüchsig (10–18 m), westlich der Alleghanies höher (bis 30 m); Zweige dünn, jung bereift, dann graubraun, Borkenbildung spät; Benadelung locker; Blätter weich und biegsam, gesägt, dunkelgraugrün, 4–8 cm lang; Zapfen symmetrisch, eiförmig, persistierend, geöffnet, 4–6 cm lang, Apophyse flach, deutlich quergekielt, Umbo dunkel, erhaben mit dünnem, scharf zurückgekrümmt Stachel. — *P. echinata* Miller (*P. mitis* Michx., *P. variabilis* Lambert, *P. squarrosa* Walt., Yellow Pine, Spruce Pine, Pitch Pine [in Missouri], von weiter Verbreitung im östlichen Nordamerika, östlich bis Illinois, Missouri, östl. Texas, wertvollstes Holz, nur von *P. palustris* übertroffen; Äste verhältnismäßig dünn, Borkebildung früh; Blätter öfters zu 3, weich und biegsam, gesägt, dunkelblaugrün, 7–12 cm lang; Zapfen symmetrisch, eiförmig-konisch, oft persistierend, geöffnet, 4–6 cm lang, Apophyse hell-nußbraun, nur schwach verdickt, Umbo erhaben mit ± persistentem kleinen Stachel. — *Bb.* Umbo später meist ohne Stachel. *P. glabra* Walter, im Süd-Karolina, Florida, östlich Louisiana; bis 30 m hoch, mit später Borkebildung; Blätter biegsam, dunkelgrün, 9–12 cm lang; Zapfen symmetrisch, eiförmig-oval bis fast kugelig, geöffnet, abfallend oder persistierend, 4–7 cm lang, Apophyse schwach verdickt, ± deutlich quergekielt, Umbo flach mit kleinem, abfalligem Stachel. — *P. halepensis* Miller (Aleppo-Kiefer, Strandkiefer), im Mittelmeergebiet weitverbreitet (östlich bis Ostküste des Schwarzen Meeres), in der unteren Region, besonders in der Nähe des Meeres; Krone anfangs pyramidal, im Alter schirmförmig, Rinde aschgrau, glatt, später rotbraun, rissig, Winterknospen harzlos, oval; Benadelung licht, Blätter oft am Ende der Zweige gedrängt, dünn, schlaff, 4–9 cm lang, hell, oft graugrün; Zapfen hängend, länglich-kegelförmig, persistierend, oft spät geöffnet, 6–10 cm lang, Apophyse hell- bis rotbraun, abgeflacht, quergekielt, Umbo mittelgroß oder klein, grau, öfters stachelspitzig. Verwandt oder mit *P. halepensis* zu vereinigen *P. pithyusa* Stev. und *P. ildarica* Medw. vom Kaukasus; gleichfalls nahe verwandt *P. brutia* Tenore (*P. pyrenaica* Lapeyrouse, *P. Paroliniana* Webb), im Mediterrangebiet, Kalabrien; Zweige dicker, Blätter länger, dunkelgrün; Apophyse strahlig runzelig oder furchig, mit undeutlichem Querkiel, Nabel größer, flach.

Sekt. 7. *Pinea* Endl. Syn. (1847) 182 pr. p. (*Pinus* IX. *Pineae* Shaw l. c. 25). — Jahreszuwachs eingliedrig; Harzgänge dem Hautgewebe anliegend. Einzige Art: *P. pinea* L. (*P. sativa* Garsault, Pinie), in der unteren Region des Mediterrangebietes von Portugal bis Kleinasien und Syrien, nördlich bis Südfrankreich und Norditalien, Südgrenze in Algier (dort heimisch?); gewöhnlich 15–20 m hoch, auch gelegentlich höher, Krone im Alter breit schirmförmig, flach gewölbt; junge Zweige gelbgrün; Winterknospe harzlos, obere Schuppen locker; Blätter hellgrün, 10–20 cm lang, steif, spitz; Zapfen einzeln, eiförmig-kugelig, sehr harzreich, 8–15 cm lang, Apophyse hellgelbgrün, glänzend, mit 5–6 radialen Kielen, von denen zwei die wenig entwickelten Querkielle darstellen; Umbo groß, grauweiß, stumpf; Same groß, dick- und hartschalig, bis 2 cm lang, mit schmalem, abfalligem Flügel; Samen wohlschmeckend.

Sekt. 8. *Australes* (*Pinus* Sect. II. *Ternatae* § IX. *Australes* Loudon, Arbor. Brit. IV [1838] 2255; *Pinus* Sect. II. *Pinaster* § 8. *Australes* Engelmann l. c. 177; *Pinus* XI. *Australes* Shaw l. c. pr. p.; *Pinus* Sect. 8. *Cubenses* Mast. l. c. 570). — Blätter zu 3 oder auch zu 2–5; Zuwachs ein- bis mehrgliedrig; Zapfen klein bis groß, meist symmetrisch, abfallend, geöffnet.

A. Terminale Winterknospe sehr lang, mit gefransten Schuppen. *P. palustris* Miller (*P. australis* Michx., Pitch Pine, Southern Pine, Longleaved Pine), in den südöstlichen Vereinigten Staaten auf Sandebenen am Atlantischen Ozean und Golf von Mexiko, von s. Virginia bis ö. Texas, nördlich bis an die Vorberge des Appalach.-Gebirges, einer der wertvollsten Nutzholzbäume Nordamerikas mit hartem, schwerem, dauerhaftem Holz, auch wichtig als Terpentin-Baum; bis über 30 m hoch; Winterknospe bis 6 cm lang, weiß, Schuppen am Rand lang gewimpert; Blätter zu drei, biegsam, dunkelgrün, 20–45 cm lang; Zapfen zylindrisch oder konisch-oval, stumpf, 15–20 cm lang, abfallend (beim Abfallen bleiben einige Schuppen sitzen), Apophyse stumpf braun, wenig oder stärker erhaben, stark quergekielt, Umbo hervortretend, in einen kurzen, zurückgebogenen Stachel ausgehend. — *P. caribaea* Morelet (*P. bahamensis* Grisebach, *P. Elliottii* Engelm., *P. heterophylla* Sudworth, Slash Pine, Swamp Pine), Küstengebiet im Südosten der Vereinigten Staaten, Bahamas, Pinos; Holz so gut wie bei voriger Art; 30–35 m hoch; Blätter zu 2–3, dunkelgrün, starr, 20–25 cm lang; Zapfen eiförmig oder konisch, 8–15 cm lang, Apophyse glänzend braun, ziemlich flach, Umbo mit kleinem Stachel. — *P. occidentalis* Sw. (*P. cubensis* Grisebach), auf Haiti und Kuba; Baum bis 66 m hoch; Blätter zu 2–5, aufrecht, 15–22 cm lang; Zapfen 5–8 cm lang.

B. Winterknospe kürzer. — Ba. Blätter graugrün. *P. Lawsonii* Roezl, subtrop. zentr. und westl. Mexiko; 20–25 m hoch; Blätter zu 3, oft auch zu 4–5, bis 24 cm lang; Zapfen meist unsymmetrisch, zurückgekrümmt, gestielt, 5–6 cm lang, Apophyse stumpf gelbgrün, entweder nur am Rande verdickt, im ganzen konkav, schwach gekielt oder pyramidal vorspringend, mit großem Umbo. — Bb. Blätter grün. *P. oocarpa* Schiede, von Guatemala bis Nord-Mexiko; Blätter zu 3, 4 oder 5, aufrecht, schmal, 15–30 cm lang; Zapfen symmetrisch oder manchmal schief, persistierend, langgestielt, breit eiförmig bis eiförmig-konisch, 4–10 cm lang, Apophyse glänzend grünlich oder

grüngebl., ziemlich flach oder stärker konvex, mit mehreren radialen schwachen Kielen, Umbo oft etwas eingedrückt, mit kleinem, bei Reife meist abfalligem Stachel. — *P. Pringlei* Shaw, in West-Mexiko; Blätter zu 3, aufrecht, steif, 15—25 cm lang; Zapfen persistent, öfters schief, eiförmig-ellipsoidisch, 5—10 cm lang, Apophyse schwach konvex, quergekielt, Umbo etwas konkav, in der Mitte mit kleinem Stachel oder ohne solchen.

Sekt. 9. *Khasia* Mayr, Wald. Nordam. (1890) 426 (*Pinus Sect. II. Pinaster* § 4 *Sylvestres-Indicæ* Engelm. l. c. 176; *Pinus Sect. 5 Indicæ* Masters l. c. 570 pr. p.). — Blätter zu 3; Jahreszuwachs eingliedrig; Zapfen geöffnet, ± persistierend. *P. insularis* Endl., auf den Philippinen und Timor; 10—25 m hoch; Blätter lang, dünn, biegsam, 18—20 cm lang; Zapfen zu 2—3, von schmal zylindrisch-konisch bis breit eiförmig-konisch variiert, 5—10 cm lang, Apophyse dick, Umbo elliptisch, klein. — *P. khasya* Royle (*P. khasyanus* Griff.), *Khasia*, Burma, Siam; kleiner Baum; Blätter dünn, ca. 20 cm lang; Zapfen zu mehreren, eiförmig, 6—7 cm lang, Apophyse dick, scharf gekeilt.

Sekt. 10. *Pseudostrobus* Endl. Syn. (1847) 151 (*Pinus Sect. 7. Filifoliae* Masters l. c. 570 pr. p.). — Kurzzweigsscheiden persistierend oder bei einigen Arten ganz abfallig; Blätter zu 3—5 oder noch zahlreicher.

A. Scheiden der Kurzzweige abfallig. — Aa. Blätter lang, hängend. *P. Lumholzii* Robins. et Fern., in Gebirgen des westlichen und nordwestlichen Mexiko; Blätter 20—30 cm lang, fein gesägt; Zapfen gestielt, hängend, konisch-eiförmig, 5 bis selten 7 cm lang, Apophyse stumpf hellbraun, flach, nur am Rande dicklich, Umbo groß. — Ab. Blätter kürzer, aufrecht. *P. leiophylla* Schlecht. et Cham., im subtropischen östlichen, westlichen und südlichen Mexiko bis Oaxaca; von wechselnder Höhe; Blätter zu 5, 10—14 cm lang, dünn, aufrecht; Zapfen persistierend, zeitig oder spät geöffnet, eiförmig oder konisch-eiförmig, 4—6 cm lang, Apophyse stumpf braun, ± flach mit wenig hervortretendem Querkiel oder etwas hervorragend, Umbo flach mit kleinem, abfalligem Stachel. — Nahe verwandt *P. chihuahuana* Engelm., in Neu-Mexiko und Arizona, mit bleichgrünen, steifen, 6—12 cm langen Blättern, die zu 3 stehen.

B. Scheiden der Kurzzweige persistierend. — Ba. Zapfen klein. *P. teocote* Schlecht. et Cham., in Gebirgen von Mexiko; 20—30 m hoch; Blätter zu 3, gelegentlich zu 4—5, aufrecht, derb, 10—20 cm lang; Zapfen schmal eiförmig, bis 6—7 cm lang, Apophyse nußbraun, vorgewölbt, nicht pyramidal, meist schwach gekeilt, Umbo groß. — Bb. Zapfen größer. — Bba. Stachel der Apophyse schwach oder 0. *P. Montezumae* Lamb.\* (*P. Devoniana* Lindl., *P. Russelliana* Lindl., *P. macrophylla* Lindl., *P. filifolia* Lindl., *P. Grenvilleae* Gord., *P. Gordoniana* Hartweg, *P. Winchesteriana* Gordon), weitverbreitet von Nord-Mexiko bis Guatemala; 15—20 m hoch, Blätter zu 3—8, meist 5, 10—45 cm lang, steif; Zapfen konisch-eiförmig bis fast zylindrisch, 6—25 cm lang, Apophyse dick, quergekielt, oft etwas pyramidal oder verlängert und zurückgekrümmt; folgende Varietäten sind zu unterscheiden: var. *Lindleyi* Loudon (*P. Lindleyana* Gordon), Zapfen 10—15 cm lang, Apophyse flach oder etwas pyramidal, blaßbraun mit dunklem Umbo, Blätter 15 bis 25 cm lang, oft dünn; junge Zapfen dunkelbraun oder fast schwarz; var. *rudis* Shaw (*P. rudis* Endl., *P. Ehrenbergii* Endl., *P. Hartwegii* Parl.), Zapfen 6—10 cm lang, stumpf, manchmal glänzend braun, Blätter 10—15 cm lang, steif, junge Zapfen blau oder schwarzblau; var. *Hartwegii* Engelm. (*P. Hartwegii* Lindl., *P. Donnell-Smithii* Masters), Zapfen 6—12 cm lang, Apophyse flach, stumpf dunkelbraun oder fast schwarz, Blätter 7—15 cm lang, steif, junge Zapfen blau oder fast schwarz. — *P. pseudostrobus* Lindl. (*P. orizabae* Gord., *P. tenuifolia* Benth.), in Mexiko verbreitet, südlich bis Nicaragua; großer Baum mit hängenden Blättern, Zweige gewöhnlich deutlich bereift; Blätter zu 5, 15—30 cm lang, gewöhnlich dünn; Zapfen fast symmetrisch oder schief, eiförmig oder oval, 7—14 cm lang, Apophyse rotbraun, flach oder schwach pyramidal, Umbo flach oder vorspringend; var. *apulcensis* (Lindl.) Shaw (*P. apulcensis* Lindl.), unterschieden durch dicke, pyramidele Apophyse mit dickem Umbo. — Bbβ. Stachel der Apophyse stärker. — BbβI. Samenflügel kurz. *P. Torreyana* Parry, in Kalifornien, San-Diego-Küste und Santa-Rosa-Insel, kleiner Baum; Blätter zu 5, sehr starr, 15—25 cm lang; Zapfen an starkem Stiel, breit, eiförmig, 10—15 cm lang, etwas persistierend, Apophyse pyramidal, Umbo vorspringend, stark, mit kleinem Stachel; Samenflügel kurz, sehr dick, Samenrücken von den braunen Überresten der Flügelhaut gesprengt. — BbβII. Samenflügel gut entwickelt. *P. ponderosa* Douglas (*P. Benthamiana* Hartweg, *P. pinaster* Lemmon, Yellow Pine), an Berghängen und in trockenen Tälern in Nordamerika von Northwest-Nebraska und West-Texas bis zur Küste des Pazifischen Ozeans, vom südlichen Britisch-Kolumbien bis Nieder-Kalifornien und Nordost-Mexiko; wichtiges Nutzholz; unter günstigen Bedingungen bis 70 m hoch, auch oft niedriger; Blätter meist zu 3, steif, dunkelgelbgrün, 12—25 cm lang; Zapfen konisch-eiförmig, fast sitzend oder kurzgestielt, abfallend, geöffnet, 7—15 cm lang, Apophyse rotbraun glänzend, quergekielt, wenig oder

\*) Die mexikanischen Arten werden in der Umgrenzung von Shaw gebracht, der sie speziell bearbeitete; Shaw zieht eine größere Zahl von Arten ein. Nicht berücksichtigt werden konnten hier die 80 Roemsl. Arten von *Pinus* aus Mexiko, die unvollkommen bekannt sind und von späteren Autoren fast durchweg als Synonyme aufgeführt werden. Shaw behält nur *P. Lawsoni* Roezl als Art bei. Über die Geschichte dieser Arten ist zu vergleichen Shaw, The Pines of Mexico p. 2—3.

stärker vorspringend, Umbo vorspringend, in einen Stachel ausgehend; var. *scopulorum* Engelm. (*P. brachyptera* Engelm., *P. scopulorum* Lemmon), in den zentralen West-Staaten verbreitet; kleinerer Baum; Blätter kürzer und derber, 8–16 cm lang; Zapfen kleiner, bis 8, selten bis 10 cm lang; var. *Mayriana* Sargent (*P. Mayriana* Sudworth, *P. latifolia* Sargent), in Süd-Arizona; Blätter länger, breiter, oft bis 35 cm lang; Zapfen mehr schief durch stärkere Entwicklung der Schuppen der Außenseite, Umbo stark vorspringend. — *P. Jeffreyi* Balfour (*P. deflexa* Torrey, *P. ponderosa* var. *Jeffreyi* Engelm.), in Oregon und Kalifornien, verwandt mit voriger, Triebe in der Jugend stark blauweiß bereift; Blätter graugrün; Zapfen groß, Apophyse etwas glänzend gelbbraun, erhaben, stark quergekielt, Umbo mit abwärts gebogenem, dünnem und langem Stachel. — *P. Engelmannii* Carrière (*P. macrophylla* Engelm.), Nordwest-Mexiko; Blätter zu 3–5, steif, 30–40 cm lang, Zapfen groß, Apophyse stark vorspringend, etwas zurückgekrümmt. — *P. arizonica* Engelm., in Süd-Arizona, New-Mexiko, Nord-Mexiko; bis 30 m hoch; Blätter zu 5, steif, dunkelgrün, fein dicht gesägt, 7,5 bis 17 cm lang; Zapfen oval, 5–6 cm lang, Apophyse hell rothaum glänzend, quergekielt, Umbo in einen zurückgekrümmten Stachel ausgehend.

Sect. 11. *Taeda* Spach, Hist. Nat. Végét. XI (1842) pr. p.; Endl., Syn. (1847) 156 pr. p. (*Pinus* Sect. II. *Ternatae* § 5 *Taeda* Loudon, Arb. Brit. IV [1838] 2236).

A. Zapfen mittelgroß. — **Aa.** Zapfen nicht sehr ausgeprägt schief. — **Aaa.** Umbo ohne Stachel oder mit leicht abfälligem Stachel. *P. patula* Schlecht. et Cham., in Ost- und Zentral-Mexiko; 20 bis 25 m hoch, Borke bald gebildet, in abfalligen Schuppen; Blätter zu 3, manchmal zu 4–5, dünn, hängend, 15–30 cm lang; Zapfen unsymmetrisch, persistierend, spät und unregelmäßig geöffnet, zu mehreren gewirkt, konisch-eiförmig, 6–11 cm lang, Apophyse flachgedrückt oder auch dick und etwas vorgewölbt, quergekielt, Umbo flach oder eingedrückt, ohne Mucro. — *P. Greggii* Engelm. in Nordostmexiko; Borkebildung spät, Zweige und oberer Teil des Stammes glatt; Blätter aufrecht, 7–10 cm lang; Zapfen konisch-eiförmig, Apophyse ziemlich flach, Umbo flach oder eingedrückt, mit kleinem, abfälligem Stachel. — *P. serotina* Michx., in feuchten oder sumpfigen Gegenden von Nordkarolina bis Florida; mittlerer Baum; Blätter biegsam, aufrecht, dunkelgelbgrün, 12–20 cm lang; Zapfen nicht oder spät geöffnet, symmetrisch, fast kugelig oder eiförmig, 5–7 cm lang, Apophyse schwach erhaben, quergekielt, Umbo mit dünnem, meist abfälligem Stachel. — **Aaf.** Umbo mit Dorn. *P. rigida* Mill., im atlantischen Nordamerika von Neu-Braunschweig bis zum Nordufer des Ontario, durch die atlantischen Staaten bis Nord-Georgia, westlich bis Kentucky und Tennessee, auf Sandboden, oft große Wälder bildend, wichtiger Nutzholzbaum; 15 bis selten 25 m hoch; Blätter steif abstehend, dunkel gelbgrün, deutlich gesägt, 7–14 cm lang; Zapfen persistierend, symmetrisch, meist geöffnet, konisch-eiförmig oder eiförmig, fast sitzend, oft zu mehreren, 3–9 cm lang, Apophyse etwas verdickt vorspringend, scharf quergekielt, Umbo kantig, dick, in einen kleinen Stachel endigend. — *P. taeda* L. (Weihrauchkiefer, Loblolly-Pine), von New Jersey durch die atlantischen Staaten bis Nordflorida, Golfstaaten, Süd-Tennessee, Arkansas; meist 25–30 m hoch, auch höher, junge Zweige dünn, kahl, blaugrün; Blätter dünn, steif, dicht fein gesägt, bleichgrün, 12–25 cm lang; Zapfen symmetrisch, etwas persistierend, langsam geöffnet, fast sitzend, konisch-eiförmig, 6–12 cm lang, Apophyse stumpf braun, vorspringend, deutlich quergekielt, Umbo dicklich, dreikantig, dornartig gespitzt. — **Ab.** Zapfen sehr schief, schwer. *P. attenuata* Lemmon, in Oregon und Kalifornien; meist niedriger Baum; Blätter starr, gelb- oder blaugrün, 8–16 cm lang; Zapfen bis 30–40 Jahr persistierend, oft vollständig in die Borke alter Bäume eingebettet, meist erst nach Absterben des Baumes geöffnet, eiförmig-konisch, sitzend, 8–16 cm lang, schwer, Apophyse auf der Außenseite des Zapfens stark pyramidal vorspringend, mit dicker, gebogener, dornartiger Umbo-Spitze, auf der Innenseite Apophyse flacher, mit kurzem Dorn. — *P. radiata* D. Don (*P. insignis* Douglas, *P. tuberculata* D. Don), Küstengebiet von Kalifornien, Niederkalifornien; bis 30 m hoch; Blätter hellgrün, 10–15 cm lang; Zapfen persistierend, spät geöffnet, zu mehreren, eiförmig, kurz gestielt, 7–14 cm lang, Apophyse auf der Außenseite des Zapfens pyramidal vorspringend, auf der Innenseite flach, Umbo klein, vierkantig, mit kleinem Spitzchen.

**B.** Zapfen sehr groß und schwer. — **Ba.** Samenflügel kurz. *P. Sabiniana* Douglas (Digger Pine, Bull Pine), in Westkalifornien; meist 13–15 m hoch, mit gerundeter Krone mit sehr lichter Benadelung; Blätter biegsam, blau blaugrün, spitz, nach oben zu gesägt, 20–30 cm lang; Zapfen persistierend, langsam geöffnet, eiförmig, 15–25 cm lang, Apophyse pyramidal, nach oben zu abgeflacht, Umbo gebogen dornartig verlängert; Flügelrand am Samen verdickt, Flügel kurz, am breiten Ende schief gerundet, Same bis fast 2 cm lang. — **Bb.** Samenflügel lang. *P. Coulteri* D. Don, in Küstengebirgen von Kalifornien; 15–23 m hoch; Blätter starr, dunkel blaugrün, gespitzt, nach oben zu gesägt, 15–30 cm lang; Zapfen oft persistierend, schwer, sehr groß, eiförmig oder oblong-eiförmig, kurzgestielt, 25–35 cm lang, Schuppen groß und dick, Apophyse gelblich, stark pyramidal verlängert, in eine lange, starke, dicke, gekrümmte dornartige Spitze ausgehend; Same groß, Flügelbasis stark verdickt.

**Fossile Arten** (R. K r a u s e l): Selbst wenn man von der großen Anzahl der als *Pinus* beschriebenen fossilen Reste alles, was nur einigermaßen zweifelhaft ist, ausscheidet, bleiben noch zahlreiche Fossilien übrig, welche beweisen, daß die Gattung *Pinus* schon in der Kreideperiode in Europa vertreten war, und daß in dieser Periode auch Mittelstufen zwischen *Pinus* und der Gattung *Cedrus* vorhanden waren. Mehrere Zapfen aus dem belgischen Oolith und dem Wealden Englands sprechen

dafür, daß die Gattung schon in diesen Perioden existierte. Von den aus der Kreideperiode sicher nachgewiesenen Arten nennen wir *P. Peterseni* Heer aus dem Urgon Grönlands, *P. Quenstedti* Heer aus der Kreide von Grönland, Mähren und Böhmen, *P. longissima* Velenovsky und *P. sulcata* Velenovsky aus Böhmen, *P. Andraei* Coem. von Belgien. Schon in der Unteren Kreide lassen sich einige der heutigen Sektionen unterscheiden, so gehören *P. Fittoni* Ung. und *P. Sauvagei* Flieche et Zeill. zur Sekt. *Pinaster*, beide an *P. laricio* Poir. erinnernd, *P. Coemansi* Heer vielleicht zur Sekt. *Strobus*. Für die spätere Kreide lassen sich die Sekt. *Taeda*, *Strobus*, *Pinaster* nachweisen, daneben finden sich Übergangsformen wie *P. gibbosa* Coemans (Sekt. *Strobo-Cembra* Schimp.), oder *P. Heeri* Coemans (Sekt. *Cedro-Cembra* Schimp.). Massenhaft finden sich *Pinus*reste im Tertiär, darunter 2-, 3- und 5-nadlige Kurztriebe. Fast alle heute auf Nordamerika und Ostasien beschränkten Sektionen lebten damals auch in Europa. So findet sich *P. Palaeostrobus* (Sekt. *Strobus*) von Südfrankreich bis zum Samland, *P. Hampeana* Unger (Sekt. *Pinaster*) in der Schweiz, Steiermark, Griechenland. Andere Arten sind im Miozän weniger verbreitet, so *P. Langiana* Heer und *P. tuedaeformis* Heer, in der Schweiz, *P. Mettenii* Ung. (*Pseudostrobus*) und *P. pinastroides* Unger (Sekt. *Pinaster*) in der Wetterau, *P. transsylvanica* Pax in den Karpathen, *P. spinosa* Herbst bei Weimar und in Schlesien (Sekt. *Taeda*), *P. macrospuma* Heer in Spitzbergen. Eine neben anderen in der Braunkohle häufige Art ist *P. Thomasiana* Göpp. (Sekt. *Pinaster*). Aus dem Pliozän kennt man weniger Formen, so *P. Santiana* Gaud. (Sekt. *Pseudostrobus*) von Siena; namentlich treten aber im Pliozän schon *P. sylvestris* L. und *P. montana* Mill. var. *pumilio* auf. Auch *P. laricio* Poir. (*P. Salzmanni* Dunal) findet sich in quaternären Tuffen Südfrankreichs, desgl. die damit verwandte *P. pyrenaica* Lap. *P. Cembra* L. existierte während der Glazialperiode bei Ivrea in Oberitalien; *P. montana* Mill. findet sich sowohl in interglazialen Schichten von Nancy, wie in den Schieferkohlen der Schweiz, auch in den Torfmooren von Irland, während sie gegenwärtig dort nicht existiert, ebenso findet sich *P. montana* var. *uliginosa* in Torfmooren des sächsischen Erzgebirges. In Nordamerika sind fossile *Pinus*reste viel seltener als in Europa.

*Prepinus statenensis* Hollick et Jeffrey (Kreide) besitzt *Pinus*ähnliche Kurztriebe, aber abweichenden Holzbau.

Über fossile *Pinushölzer* (*Pinuxylon* Gothan) vgl. S. 406.

## Taxodiaceae

von

**R. Pilger.**

Mit 11 Figuren.

*Taxodiaceae* F. W. N e g e r, Die Nadelhölzer (Koniferen) und übrigen Gymnospermen (1907) 24 und 127, Sammlung Göschen no. 355.

**Wichtigste allgemeine Literatur:** Vgl. bei der Einleitung zu den Coniferen. Endlicher, *Coniferae* Ordo I *Cupressineae* § 5 *Taxodineae* und Ordo II *Abietineae* § 3 *Cunninghamiae* (exkl. *Dammarae*), Syn. Conif. (1847) 6 und 80. — Parlatore, Ordo *Coniferae* Tribus *Abietineae* Subtribus III *Taxodiaceae*, in DC. Prodr. XVI. 2 (1868) 365. — Benth. *Coniferae* Tribus II *Taxodiaceae* (exkl. *Cephalotaxus*), in Benth. et Hook. f., Gen. Pl. III (1880) 422 und 428. — Eichler, *Coniferae-Pinoideae-Abietineae-Taxodiinae*, in E. P. I. Aufl. II. 1 (1887) 65 und 84. — Engler, *Araucariaceae* § *Taxodiaceae*, Syllab. der Vorles. (1892) 62; *Pinaceae* § *Taxodiaceae*, 9. Aufl. (1924) 122. — Ascherson u. Graebner, *Pinaceae-Abietoideae-Taxodiaceae*, Syn. Mittleur. Fl. 2. Aufl. I (1918) 286 und 355.

**Merkmale.** ♂ Blüten einzeln terminal oder axillär, oder kopfig gehäuft oder in rispenartigen Blütenständen (*Taxodium*); Stam. mit kurzem Filament und breiter Antherenschuppe, von deren unterem Rand 2—9 freie Sporangien herabhängen. ♀ Blütenzapfen einzeln terminal, mit ± zahlreichen, spiraligen, schuppenblattförmigen Carp. (Deckschuppen); Fruchtschuppe oder Schuppenwulst ± ausgebildet (bei *Taiwania* 0); Samenanlagen 2—9 aufrecht oder umgewendet. Fruchtzapfen holzig oder holzig lederig, rundlich, aufspringend, die Schuppen mit gezähneltem oder gekerbttem Fruchtschuppenrand oder ± starkem Wulst auf der Innenseite; Samen mit schmalem Flügelrand. — Hohe Bäume mit schuppenförmigen oder größeren nadelförmigen bis sichelförmigen (*Cunninghamia*) Blättern; bei *Taxodium* sympodialer Aufbau; meist kein ausgesprochener Gegen- satz von Langzweigen und Kurzzweigen, bei *Sciadopitys* Langzweige mit sehr kleinen Schuppenblättern und axilläre, nackte, wirtelartig gedrängte Kurzzweige von Nadelform.

**Vegetationsorgane.** Die T. sind alle baumförmig, von mittlerer Größe bis zu gewaltiger Höhe; so gehören die Arten von *Sequoia* zu den größten Riesen der Pflanzenwelt. Bemerkenswert ist der sympodiale Sproßaufbau bei *Taxodium*, das sich ferner durch

die jährlich abfälligen, zweizeilig beblätterten Kurzzweige auszeichnet (Näheres vgl. bei der Gattung). Bei *Sciadopitys* ist ein ausgesprochener Gegensatz vorhanden zwischen Langtrieben mit winzigen Schuppenblättern und wirtelig an ihrem oberen Ende gedrängten, axillären, nackten, lang nadelblattähnlichen Kurzzweigen (vgl. bei der Gattung). Die spiralig gestellten Blätter der anderen *T.*-Gattungen sind schuppenförmig, imbrikat (*Athrotaxis*) oder kurz nadelförmig, schmal, stark gekielt (*Cryptomeria*) oder auch größer, linealisch-sichelförmig (*Cunninghamia*); bei *Sequoia sempervirens* und *Taiwania* wechseln die Blätter von Schuppen- bis Nadelform. Bei *Taxodium* stehen an den Langzweigen Schuppenblätter, an den abfälligen Kurzzweigen, die den Habitus eines gefiederten Blattes besitzen, schmale Nadelblätter. Beschuppte Laubknospen sind vorhanden bei *Sequoia sempervirens*, *Taxodium*, *Sciadopitys*, sie fehlen bei *Sequoia gigantea*, *Cryptomeria*, *Athrotaxis*. Weitere Einzelheiten sind bei den Gattungsbeschreibungen zu vergleichen.

#### Anatomie der Vegetationsorgane.

Vgl. Literatur bei *Pinaceae*. Ferner: E. C. Jeffrey, The comparative anatomy and phylogeny of the Coniferales I. The Genus *Sequoia*, in Memoirs Boston Soc. Nat. Hist. V. (1903) 441—459, T. 68—71; Traumatic Ray-Tracheids in *Cunninghamia sinensis*, in Ann. of Bot. XXII (1908) 593—602, T. 31. —

Blatt. Die Epidermiszellen besitzen verdickte Außenwände; an sie schließt sich eine Schicht hypodermaler bastähnlicher Zellen, die nur an den Kanten verstärkt wird (*Sequoia*, *Cunninghamia*), oder es sind überhaupt nur an den Kanten Hypodermzellen vorhanden (*Cryptomeria*, *Taxodium*); die Spaltöffnungen liegen bei *Cryptomeria* und bei *Sequoia gigantea* in Streifen auf allen vier Seiten des Blattes, bei *Sequoia sempervirens* und *Cunninghamia* in Streifen auf der Ober- und Unterseite, bei *Taxodium* finden sich unterseits Längsreihen, oberseits sind die Spaltöffnungen regellos zu beiden Seiten der Furche zerstreut. Eine deutliche Differenzierung des grünen Blattgewebes in Palissaden und Schwammgewebe ist durchschnittlich nicht vorhanden, am ehesten noch bei *Cunninghamia*. Bei *Sciadopitys* sind im Parenchym kurze, verzweigte, verholzte Sklerenchymzellen zerstreut. Mit Ausnahme von *Sciadopitys* besitzen die *T.* nur ein Mittelbündel im Blatt, das ohne Scheide ist und beiderseits von Transfusionsgewebe begleitet wird. In der Doppeladel von *Sciadopitys* verlaufen zwei von einer verholzten Strangscheide umgebene Gefäßbündel parallel. Gewöhnlich findet sich unter dem Gefäßbündel ein Harzgang, der bei *Sequoia*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia* dicht unter dem Bündel liegt und von der Epidermis durch Parenchym getrennt ist, während er bei *Taxodium* sich an die Epidermis anlegt; bei *Sequoia sempervirens* sind neben diesem wesentlichen Harzgang noch zwei schwächere seitliche vorhanden. *Sciadopitys* hat 4 Harzgänge über und unter den Gefäßbündeln. Nach Jeffrey kommt bei *Sequoia gigantea* an großen Blättern kräftiger Zweige auch im Gefäßbündel ein Harzgang vor.

Stamm. Die Tracheiden des Stammes entsprechen in ihrer Tüpfelung denen der *Pinaceen*. Harzgänge kommen im Stamm nicht vor, dagegen sind parenchymatische Harzellen reichlich zerstreut. Einige Ausnahmen sind nach Jeffrey folgende: Bei *Sequoia gigantea* (nicht *S. sempervirens*) treten Harzgänge konstant auf in Holz des Stieles und der Achse des Zapfens, ferner häufig im ersten Jahresring kräftiger Zweige erwachsener Bäume. Im Zusammenhang mit Verletzungen (vgl. bei *Abies*) werden bei beiden Arten Harzgänge in tangentialen Reihen im Holzzylinder des Stammes und Zapfens gebildet. Die Markstrahlzellen sind ungetüpfelt; im Kreuzungsfeld mit den Tracheiden sind an den letzteren mehrere Tüpfel entwickelt, die gewöhnlich im Spätholz eine schwache runde Hofbegrenzung und einen schmalen, ± schief bis fast vertikal gerichteten Porus zeigen, im Frühholz ist der Porus etwas breiter und mehr horizontal, besonders bei *Taxodium*; bei *Cunninghamia* geht die Erweiterung bis zur Bildung von Eiporen. In bezug auf die Rinde herrscht große Übereinstimmung mit den *Cupressaceae*; wie dort ist die sekundäre Rinde regelmäßig geschichtet.

In der primären Rinde der Wurzel werden die Zellen durch ein Netz von Verdickungsleisten ausgesteift, das bisweilen nur den vier äußersten (*Taxodium*), meist aber nur den beiden äußersten verkorkten Zellschichten fehlt. Die Saugwurzelchen sind klein, meist nur diarch, die geraden und langen Bereicherungswurzeln sind meist polyarch (bei *Sequoia* tetrarch bis pentarch, bei *Taxodium* hexarch bis octarch). Wurzelhaare fehlen. Bei *Cunninghamia*, welche Gattung von den anderen im Wurzelbau ziemlich erheblich abweicht, verlaufen jederseits vom Protoxylemstrang 1—3 schizogene Harzkanäle; in der

mittleren Zone der sekundären Rinde liegen zahlreiche annähernd kugelige Harzbehälter, die durch kurze radiale Anastomosen in Verbindung stehen.

**Blütenverhältnisse.** ♂ Blüte: Die Stam. stehen an der Blütenachse spiralig; sie besitzen ein dünnes Filament und eine breite Antherenschuppe, die an ihrem unteren Rande 2—9 freie, mit Längsriss geöffnete Sporangien trägt. In der Stellung der ♂ Blüten sind bei den Gattungen erhebliche Unterschiede vorhanden. Bei *Athrotaxis* und auch z. T. bei *Sequoia* kommen an kurzen Zweiglein endständige Blüten vor. Die axillären Einzelblüten sind bei *Taiwania* und *Sciadopitys* wirtelig gedrängt, bei *Cryptomeria* sind sie ährenförmig angeordnet; bei *Taxodium* bilden sie oft terminale rispenartige Blütenstände. Bei *Cunninghamia* gehen die kopfig gehäuften Blüten aus einer Knospe hervor, deren Schuppen die Brakteen der Einzelblüten darstellen. ♀ Blüte, Frucht und Samen: Die ♀ Blüten stehen einzeln terminal, meist an verkürzten Zweigen, oder auch einige subterminal; sie sind zapfenförmig, mit spiralig gestellten, flachen Schuppen. Es ist wie bei den Pinaceen (vgl. dort) zu unterscheiden zwischen Carp. (= Deckschuppe) und Fruchtschuppe oder Schuppenwulst; eine Ausnahme bildet die Gattung *Taiwania*, bei der ein einheitliches, ganz ungegliedertes Carp. vorhanden ist\*). Eine völlige Trennung von Fruchtschuppe und Deckschuppe wie bei den Pinaceen ist nicht vorhanden; meist entwickelt sich erst nach Ausbildung des Carp. ein Schuppenwulst; der untere Teil der ganzen Schuppe streckt sich dann bei der Fruchtbildung kräftig in die Länge. Die Samenanlagen stehen aufrecht nahe der Carp.- oder Fruchtschuppenbasis oder sind etwas höher angewachsen und dann umgewendet, mit der Mikropyle nach der Basis der Schuppe gerichtet; die völlige Umdrehung kann auch erst im Laufe der Entwicklung erfolgen. Sie sind der Schuppe nur am Grunde angeheftet, sonst frei, so daß sich nach Abfall der Samen nur ein kleiner umschriebener Fleck auf der Schuppe zeigt; ihre Zahl beträgt bei *Taxodium* und *Taiwania* 2, sonst 3—6 oder bei *Sciadopitys* und *Sequoia* auch bis 9. Über die Bestäubung von *Sciadopitys* berichtet Lawson folgendes: Zur Bestäubungszeit erhebt sich das Integument nur wenig über die Oberfläche des Nucellus, so daß eine weitgeöffnete, flache Mikropyle vorhanden ist. Kurz vorher schon ist an der Spitze des Nucellus ein lockeres Gewebe, ein »Pollenkissen« (als Ersatz einer Pollenkammer) gebildet worden, indem die Zellen sich vergrößern und Intercellularräume zwischen sich lassen; das Pollenkissen scheidet eine helle Flüssigkeit aus. Es bildet also nicht nur eine Art Narbenfläche zur Aufnahme der Pollenkörner, sondern ermöglicht auch den austreibenden Pollenschläuchen ein leichtes Eindringen in das Gewebe. Nach der Bestäubung verlängert sich dann das Integument und die Mikropyle schließt sich allmählich vollständig. Der Nucellus ist vom Integument frei.

Der Fruchtzapfen ist klein bis mittelgroß, trocken, mit lederigen bis holzigen Schuppen. Die Schuppen können ± dachig übereinander greifen oder ihre Endteile können schildförmig verdickt sein, so daß sie an der jungen Frucht mit ihren Rändern fest aneinanderschließen und erst bei der Reife etwas klaffen (*Sequoia*, *Taxodium*). Bei *Sequoia* sind die Schilder gleichmäßig ausgebildet durch allseitiges Wachstum des Carp. und Schuppenwulstes, wobei die ursprüngliche Spitze des Carp. in der Schildmitte steht, bei *Taxodium* wird der Hauptteil des Schildes von dem gekerbten breiten, einseitigen Wulst gebildet. Auch *Sciadopitys* hat einen starken zurückgekrümmten, halbkreisförmigen Schuppenwulst, der das dünne ursprüngliche Carp. übertragt; bei *Athrotaxis* ist an der mehr flachen Carpellschuppe der Wulst oberseits aufliegend ± entwickelt. Bei *Cunninghamia* bildet die Fruchtschuppe einen schmalen gelappten Rand in der Mitte des Carp., bei *Cryptomeria* ist sie über das Carp. verlängert und zahnförmig eingeschnitten. Nähere Angaben finden sich bei der Beschreibung der einzelnen Gattungen.

\*) O. Sorgier (1925, vgl. bei der Gattungsbeschreibung), der die Verwandtschaft von *Taiwania* mit *Athrotaxis* hervorhebt, hält die Schuppe für das »Verwachsungsprodukte von Deckschuppe und Fruchtschuppe. Meiner Ansicht nach liegt für eine solche Auffassung einer »Doppel-natur« der Schuppe kein zureichender Grund vor (vgl. auch in der allgemeinen Einleitung das Kapitel über die weibliche Coniferenblüte); wir haben keine Veranlassung, vom ursprünglich freien Teilen auszugehen, die untereinander »verschmolzen« sind. Sondern ebenso wie bei den Cupressaceen ein einfaches Carp. vorkommt, so ist es auch hier bei *Taiwania*; bei anderen Gattungen der Cupressaceen und Taxodiaceen wird dann als Auswuchs des Carp. ein ± entwickelter Schuppenwulst hervorgebracht (bei den Arten von *Athrotaxis* ist z. B. seine Ausbildung sehr verschieden), oder die Taxodiaceen nähern sich in der Ausbildung einer ± freien Fruchtschuppe den Pinaceen.

Das Carp. wird (nach Radais und Aase, vgl. bei Pinaceen) bei *Cryptomeria*, *Taxodium*, *Sequoia* durch ein Gefäßbündel versorgt, das durchläuft. In die Fruchtschuppe laufen zwei selbständig vom Bündelzylinder der Achse ausgehende Bündel ein, die in der Schuppe durch Teilung einen elliptischen Ring bilden mit einwärts gewandtem Xylem der Bündel. Das Carpellbündel liegt dann im unteren Teil des Ringes. Der Ring ist schwach bei *Taxodium distichum*, stark entwickelt bei *Sequoia* und *Cryptomeria*. Bei letzterer treten je ein Bündel oder manchmal auch zwei in jeden Zahn der Fruchtschuppe ein. Bei *Athrotaxis* (vgl. Eames in Ann. of Bot. XXVII [1913] 26 ff.) zeigt sich, daß das Gefäßbündelsystem in seiner Stärke der Entwicklung des Schuppenwulstes entspricht (vgl. über diesen bei der Gattung); bei *A. cupressoides* deht der Komplex über die Basis der Samenanlage hinaus, bei den beiden anderen Arten hören die Gefäßbündel nach der Versorgung der Samenanlage auf. Bei *A. cupressoides* verläßt das Gefäßbündelsystem die Konus-Stele als ein Zylinder, der beim Eintritt in die Schuppe sich auflöst und zwei Bündelreihen mit opponiertem Xylem bildet, wobei die untere Reihe viel schwächer ist. Bei *A. selaginoides* geht von der Konusachse nur ein einzelnes normal orientiertes Bündel aus, das weiterhin in der Schuppe eine schwache obere Reihe abgibt. Eine auffallende Art des Bündelverlaufes in bezug auf die Basis der Samenanlage findet sich nach Radais bei *Sciadopitys*. Von der Basis der Samenanlage gehen in das Gewebe der Schuppe hinein zwei Bündel, die sich bald in eins vereinigen, das unter spitzem Winkel oberhalb der Insertion der Samenanlage in das Fruchtschuppenbündel eintritt; wenn sonst bei anderen Gattungen das Samenanlagenbündel gut entwickelt ist, vereinigt es sich unterhalb oder im Niveau der Insertion der Samenanlage mit dem Fruchtschuppenbündel.

### Embryologie.

**Literatur:** W. R. Shaw, Contribution to the life-history of *Sequoia sempervirens*, in Bot. Gaz. XXI (1896) 332—339, T. 24. — W. Arnoldi, Beiträge zur Morphologie einiger Gymnospermen. I. Die Entwicklung des Endosperms bei *Sequoia sempervirens*, in Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou N. S. XIII, 1899 (1900) 329—341, T. 7—8; Beiträge zur Morphologie und Entwicklungs geschichte einiger Gymnospermen. II. Über die Corpuscula und Pollenschläuche bei *Sequoia sempervirens*, I. c. 405—422, T. 9—10; Beiträge zur Morphologie einiger Gymnospermen. V. Weitere Untersuchungen der Embryogenie in der Familie der Sequoiaaceen, I. c. XIV, 1900 (1901) 449—476, T. 7—8. — W. C. Coker, On the gametophytes and embryo of *Taxodium*, in Bot. Gaz. XXXVI (1903) 1—27, 114—140, T. 1—11. — A. A. Lawson, The gametophytes, archegonia, fertilization, and embryo of *Sequoia sempervirens*, in Ann. of Bot. XVIII (1904) 1—28, T. 1—4; The gametophytes, fertilization, and embryo of *Cryptomeria japonica*, I. c. 417—444, T. 27—30; The gametophytes and embryo of *Sciadopitys verticillata*, I. c. XXIV (1910) 403—421, T. 29—31. — Kiichi Miyake, The development of the gametophytes and embryogeny in *Cunninghamia sinensis*, in Beih. Bot. Centralbl. XXVII (1911) 1—25, T. 1—5. —

Über den Entwicklungsgang im allgemeinen ist das betreffende Kapitel bei den Pinaceen zu vergleichen.

In bezug auf den ♂ Gametophyten ist gegenüber den Pinaceen charakteristisch, daß bei keiner Gattung Prothalliumzellen im Pollenkorn abgeschnitten werden, daß hier also der Gametophyt noch weiter reduziert ist. Die erste Teilung im Pollenkorn bringt zur Zeit der Bestäubung die generative Zelle und die Schlauchzelle hervor. Im Pollenschlauch findet dann die Teilung der generativen Zelle in Stiel- und Körperzelle statt und kurz vor der Befruchtung die Teilung der Letzteren in die beiden ♂ Zellen. Letztere haben beide die gleiche Größe und beide können auch in Funktion treten, da die Befruchtung in einem Komplex von Archegonien vor sich geht (vgl. unten). Eine Ausnahme macht *Sciadopitys*, bei der keine Zellen, sondern 2 ♂ Kerne vorhanden sind, die auch an Größe differieren; beide kommen in dasselbe Archegonium; hiermit steht im Zusammenhang, daß die Archegonien einzeln sind (vgl. unten).

Die Bestäubung und Befruchtung findet mit Ausnahme von *Sciadopitys* in derselben Vegetationsperiode statt; bei *Sciadopitys* (ebenso wie bei *Pinus*) erstreckt sich die Entwicklung über zwei Jahre; im ersten Jahre wächst der Pollenschlauch bis zum Juli nur wenig heran, und es wird die Körper- und Stielzelle gebildet; die weiteren Vorgänge spielen sich erst im nächsten Frühjahr ab.

Im Nucellus treten oft mehrere Megasporen-Mutterzellen hervor, bei *Taxodium* nur eine, bei *Cunninghamia* eine bis mehrere, bei *Cryptomeria* 3—4, bei *Sequoia* 5—6. Die Weiterentwicklung ist verschieden, alle Zellen können Tetraden bilden und von der Tetrade können auch mehrere Zellen die Eigenschaften junger Megasporen zeigen, doch kommt

schließlich nur eine Megaspore von allen zur vollen Entwicklung. Bei *Sequoia* z. B. bleiben die meisten Megasporen klein, und es findet in ihnen nur eine einmalige Kernteilung statt (also nur zweizelliges Prothallium), nur 2–3 Megasporen verlängern sich stark und nur eine bildet ein vollentwickeltes Prothallium mit befruchtungsfähigen Archegonien aus.

Die Megasporen-Membran ist bei den *T.* dünner als bei den Pinaceen.

Die Bildung des Prothalliums (Endosperms) geht im allgemeinen wie bei den Pinaceen durch Vermittlung von Alveolen (oder primären Prothalliumzellen nach Lawson) vor sich. Bei *Sequoia sempervirens* ist nach Arnoldi im Gegensatz zu *S. gigantea* die Prothallium-Entwicklung in den verschiedenen Teilen des Embryosackes ungleichartig. An beiden Enden des Embryosackes finden sich eine große Zahl von freien Kernen, während im Zentrum eine Vakuole bleibt. Nur hier wird das zellige Endosperm durch Vermittlung von Alveolen erzeugt, während oben und unten freie Zellbildung stattfindet; die Archegonien entstehen nur im Alveolenteil. Lawson stimmt mit der Darstellung Arnolds überein in bezug auf die Anhäufung der freien Kerne am oberen und unteren Ende des Embryosackes; Alveolen werden aber nach ihm nicht gebildet, die Zellen können nur in der Nähe der mittleren Vakuole länger sein. Die letzte Teilung der Kerne vor der Wandbildung ist eine simultane; also die Wandbildung findet überall zwischen freien Kernen statt und eine bestimmte generative Region ist nicht vorhanden.

Die Zahl der Archegonien in einem Prothallium ist oft beträchtlich (4–6 bei *Sciadopitys*, 8–15 bei *Cryptomeria*, 10–85 bei *Taxodium*, 60 bei *Sequoia*). Meist gehen die Archegonien wie bei den Pinaceen aus einzelnen Oberflächenzellen des Prothalliums hervor; bei *Sequoia sempervirens* dagegen liegen die Initialen der Archegonien ziemlich tief in der oberen Hälfte des Prothalliums nach der Mikropyle zu; der Hals wird durch die sich vergrößernde Zentralzelle nach der Peripherie des Prothalliums zu geschoben, und zwar in Richtung auf die nächsten Pollenschläuche, die ihre Lage vor der Archegonienbildung eingenommen haben.

Die Zahl der Halszellen ist verschieden: *Sequoia* 2, gelegentlich 4, *Taxodium* 2–16, *Cryptomeria* und *Cunninghamia* 4, *Sciadopitys* 4–8. Bei keiner Taxodiacee ist eine Bauchkanalzelle festgestellt worden, doch wird überall ein Bauchkanalkern abgeschnitten, der öfters recht ephemer ist.

Bei fast allen Gattungen liegen die Archegonien nicht einzeln, durch Lagen von Prothalliumzellen getrennt, sondern in Gruppen, die von einer gemeinsamen Ernährungsschicht umgeben sind und am Grunde einer gemeinsamen Einsenkung stehen, also eine gemeinsame Archegonienkammer haben. Diese Ausbildung ist nicht überall ganz regelmäßigt; für *Taxodium* berichtet Arnoldi, daß die Archegonien auch locker stehen können, so daß einige Prothalliumsschichten zwischen sie treten können und keine geschlossenen Gruppen vorhanden sind; auch bei *Sequoia sempervirens* können die Archegonien einzeln zerstreut oder in Gruppen angeordnet sein. Typisch verschieden ist nur die Gattung *Sciadopitys* mit einzeln stehenden Archegonien, die einzeln von einer Deckenschicht umgeben sind.

Mit Ausnahme von *Sequoia* erfolgt ebenso wie bei den Pinaceen die Wandbildung am Proembryo beim Übergang zum 8-Kern-Stadium. Im allgemeinen besteht der Proembryo nur aus 3 Zellschichten, die Rosettenschicht der Pinaceen fehlt. Für *Cryptomeria* z. B. berichtet Lawson, daß im 4-Kern-Stadium die Kerne an die Basis der Eizelle sinken, wo sie eine Schicht bilden; es erfolgt eine Teilung und Anordnung der 8 Kerne in zwei Schichten, wobei dann Wände gebildet werden und zwar so, daß wie bei den Pinaceen die obere Schicht nach dem Prothallium zu wandlos ist. Die oberen Zellen teilen sich nochmals, es sind dann 2 Schichten geschlossener Zellen und eine Schicht offener Zellen vorhanden. Die obere Schicht der ersten verlängert sich zu Suspensorien, die untere bildet einen oder mehrere Embryonen. Bei *Taxodium* sind die 8 Kerne am Grunde der Eizelle anders verteilt: die untere Schicht hat 2, die obere 6 Kerne; dann erfolgt Wandbildung. Eine Querteilung der oberen Schicht liefert Suspensorzellen und offene

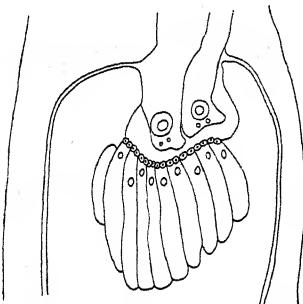


Fig. 179. *Taxodium*, Gruppe von Archegonien und zwei Pollenschläuche, etwas schematisiert. (Nach Coker, in Bot. Gaz. XXXVI [1908].)

Zellen; die beiden basalen Zellen teilen sich durch senkrechte Wände in eine Reihe von 4 Zellen. So sind schließlich also 6 offene Zellen, 6 Suspensorzellen und 4 primäre Embryozellen vorhanden. In der Bildung des eigentlichen Embryos zeigt sich dann mannigfache Variation; die Suspensorzellen können vereinigt bleiben, so daß ein Embryo entsteht, meist aber trennen sie sich. Da die Zahl der Suspensorzellen und der primären Embryozellen (Spitzenzellen) ungleich ist, bleiben dann die überzähligen Suspensorzellen in verschiedenen Stellungen zurück. Jede Spitzenzelle teilt sich dann unabhängig und die einzelnen Embryonen können verschiedene Entwicklungsstadien erreichen. Bei *Sciadopitys* sind im Proembryostadium 4 Zellschichten vorhanden, offene Zellen, Rosettenzellen, Suspensorzellen und primäre Embryozellen; letztere bilden aber eine lockere Zellgruppe, deren Terminalzellen Embryoinitiale sind und sich weiter teilen können, während die darüber liegenden Zellen sekundäre Suspensorzellen bilden. Auch die Rosettenzellen können sich teilen (vgl. bei *Pinaceae*).

Ganz eigenartig verhält sich *Sequoia*. Bei dieser Gattung findet überhaupt keine freie Kernteilung im Ei statt. Schon bei der ersten Teilung erfolgt Wandbildung, so daß zwei Zellen entstehen, die das Ei fast ausfüllen. Weitere Teilungen ergeben eine Reihe von 5 Zellen, deren unterste eine Embryoinitiale ist; die darüber stehende verlängert sich zum Suspensor. In das Prothallium vorgeschoben teilt sich die Embryoinitiale und bildet den eigentlichen Embryo.

**Verbreitung.** Die heute lebenden Gattungen der Taxodiaceen, die alle geringe Artenzahl haben, sind von relativ enger Verbreitung. Sie finden sich vorzugsweise in den Ländern zu beiden Seiten des stillen Ozeans, nur *Taxodium* bewohnt auch das atlantische Nordamerika und *Taiwania* dringt von Formosa bis Westchina vor. *Sequoia* ist auf Kalifornien beschränkt, *Taxodium* auf das südöstliche Nordamerika und Mexiko; *Cryptomeria* kommt in Japan und China vor, *Sciadopitys* in Japan, *Glyptostrobus* in China, *Cunninghamia* und *Taiwania* in China und auf Formosa, *Athrotaxis* auf Tasmanien. Nähere Einzelheiten sind im Kapitel über die Verbreitung der Coniferen und bei den Gattungen zu vergleichen.

**Verwandtschaftliche Beziehungen.** Da die *T.* in ihrer heutigen Entwicklung nur Reste einer ehemals formenreichenen Gruppe darstellen, so weisen die Gattungen keine engen Zusammenhänge auf, doch ist wohl die Familie immerhin als natürlich zu bezeichnen, abgesehen vielleicht von *Sciadopitys*, die mit den anderen Gattungen kaum näher verwandt ist. In bezug auf die Entwicklung der Fruchtschuppe oder des Schuppenwulstes der ♀ Blüte nehmen die *T.* eine Mittelstellung zwischen den Pinaceen und Cupressaceen ein. Im übrigen ist die allgemeine Einleitung zu den Coniferen zu vergleichen.

**Fossiles Vorkommen** (R. Kräuse): Die Mehrzahl der lebenden Gattungen ist für tertiäre Schichten der Nordhalbkugel nachgewiesen und besaß damals eine viel weitere Verbreitung als heute. *Taxodium* und *Sequoia* finden sich noch im Pliozän von Tegelan\*) und Frankfurt a. M., sind also erst durch die Eiszeit aus Europa verdrängt worden. Schon in der Kreide ist die Gruppe reich vertreten, zu den lebenden Gattungen treten heute ausgestorbene hinzu. Einige Gattungen wie *Sequoia* und *Sciadopitys* sind auch schon im Mesozoikum vorhanden, aus dem weiterhin noch zahlreiche Taxodiaceen ähnliche Reste zweifelhafter Stellung bekannt sind (vgl. S. 360).

#### Einteilung der Familie.

A. Langtriebe mit kleinen Schuppenblättern; axilläre nadelblattartige, nackte Kurzzweige wirbelartig gedrängt; Schuppen des Fruchtzapfens mit sehr starkem Schuppenwulst

Unterfam. I. *Sciadopityoideae*.

1. *Sciadopitys*.

B. Kein ausgesprochener Gegensatz zwischen Langzweigen und Kurzzweigen, oder Kurzzweige beblättert, abfallig (*Taxodium*); Schuppenwulst 0 oder ± stark entwickelt oder ± freie Fruchtschuppe . . . . . Unterfam. II. *Taxodioideae*.

a. Schuppen am Fruchtzapfen schildförmig aneinanderschließend; Kotyledonen 4—9.

a. ♂ Blüten an kurzen Zweigen terminal oder axillär; Blätter ausdauernd; Samenanlagen 3—9 . . . . . 2. *Sequoia*.

β. ♂ Blüten in rispenartigen Blütenständen; kleine beblätterte Seitenzweige im ganzen abfallig; Samenanlagen 2 . . . . . 3. *Taxodium*.

\*) Nach Stoller u. a. sogar Interglazial!

b. Schuppen am Fruchtzapfen  $\pm$  dachig deckend; Kotyledonen meist 2.

a. Blätter schuppenförmig oder schmal nadelförmig.

I. Samenanlagen aufrecht.

1. Zapfenschuppen mit gekerbtem, wulstigem Rand . . . . . 4. *Glyptostrobus*.

2. Zapfenschuppen mit zahnförmig eingeschnittenem Fruchtschuppenrand . . . . . 5. *Cryptomeria*.

II. Samenanlagen umgewendet, mit der Mikropyle nach der Schuppenbasis gerichtet.

1. Schuppenwulst  $\pm$  entwickelt, Samenanlagen 3—6 . . . . . 6. *Athrotaxis*.

2. Carp. einfach; Samenanlagen 2 . . . . . 7. *Taiwania*.

$\beta$ . Blätter groß, linealisch-sichelförmig; Samenanlagen umgewendet 8. *Cunninghamia*.

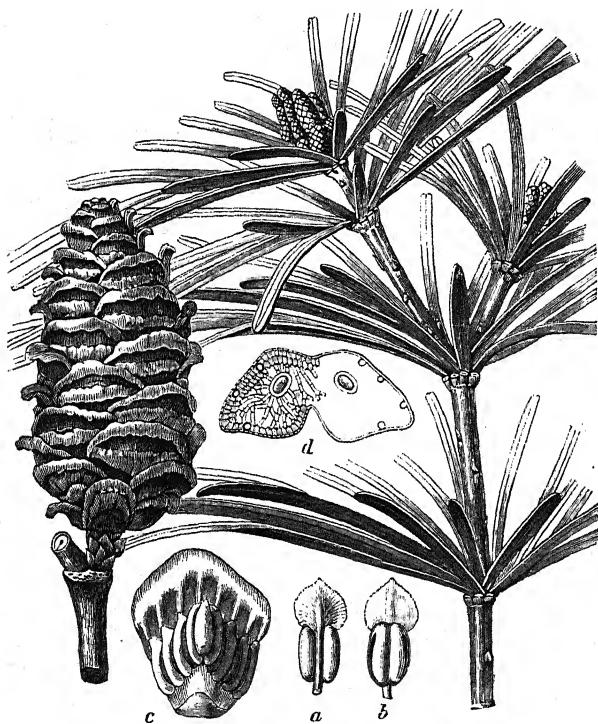


Fig. 180. *Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Sieb. et Zucc. Rechts ♂ Blütenzweig, links Zapfen.  $\frac{1}{2}$  nat. Größe, nach Gard. Chron. 1884. a, b Staubblatt, vergr. c Fruchtschuppe von innen mit Samen, nach Sieb. et Zucc., nat. Größe. d Querschnitt durch Cladodium, vergr. (E. P. I. Auf. II. 1. p. 85.)

1. **Sciadopitys** Sieb. et Zucc., Fl. Japon. II (1842) 1, T. 101, 102; Endl. Syn. Conif. (1847) 198; Shirasawa, Icognogr. Essenc. Forest. Jap. I (1900) T. 8, Fig. 15—34; Thielton-Dyer in Bot. Mag. T. 8050 (1905); Wilson, The Conifers and Taxads of Japan (1916) 64—65. — ♂ Blüten am Ende des Zweiges kopfig gehäuft, einzeln in der Achsel einer Braktee, am Grunde von mehreren kleinen Schuppen umgeben; Stam. zahlreich, Filament kurz, Antherrenschuppe breit eiförmig, am Grunde mit zwei längs aufspringenden Sporangien. ♀ Blüten einzeln terminal, am Grunde von Knospenschuppen umgeben; Carp. zahlreich imbrikat, in der jüngeren Blüte aus eiförmigem Grunde verschmälert und etwas den halbkreisförmigen Schuppenwulst mit der Spitze überragend; Samenanlagen 7—9, nahe dem Grunde des Schuppenwulstes auf einer kleinen Anschwellung in eine Reihe gestellt, freihängend. Zapfen eiförmig-oval, im zweiten Jahr reifend, vom neuen Trieb zur

Seite gedrängt, auf kurzem holzigem Stiel mit persistierenden Schuppen; Schuppen holziger, halbkreisförmig, nach dem Grunde keilförmig verschmälert, mit dem oberen breiten Rand zurückgebogen; das häutige Ende des eigentlichen Carp. steht auf dem Rücken der Schuppe; Samen in eine Reihe ca. in der Mitte der Schuppe gestellt, hängend, sich teilweise deckend, elliptisch, zusammengedrückt, beiderseits mit häutigem Flügel, oben und unten ausgerandet; Embryo mit 2 Kotyledonen. — Mittelgroßer bis hoher Baum; Krone schmal, pyramidal, Äste fast wirkelig oder einzeln, sprezend; Zweige dreh rund, nur mit spiraling gestellten, kleinen eiförmig-lanzettlichen, allmählich vergehenden Schuppenblättern (den auseinandergerückten Schuppen der großen Knospen); am Ende der Triebe die Schuppen gedrängt und in der Achsel blattförmige Cladodien tragend, die bis zu 30 bis 40 wirkelartig gedrängt sind, Cladodien 3 Jahre dauernd, lang schmal linealisch, etwas sichelig gekrümmmt, lederig, an der Spitze ausgerandet, oberseits dunkelgrün, in der Mitte

gefurcht, unterseits bleicher grün, zweinervig, stärker gefurcht, mit einem Streifen von Spaltöffnungen.

Die morphologische Natur der Cladodien hat zu verschiedener Deutung Anlaß gegeben. [Alex. Dickson, On the phyllod shoots of *Sciadopitys verticillata* Sieb. et Zucc., in Journ. of Bot. IV (1866) 224—225. — Carrrière, in Rev. Hortic. XL (1868) 150—151, Fig. 10—18. — H. von Mohl, Morphologische Betrachtung der Blätter von *Sciadopitys*, in Bot. Zeit. XXIX (1871) 1—14, 17—23. — Strasburger, Die Coniferen und die Gnetaceen (1872) 382 ff. — Masters, On the Comparative Morphology of *Sciadopitys*, in Journ. of Bot. XXXII (1884) 97—105, ferner Journ. Linn. Soc. XXVII (1890) 276—280. — Thistleton-Dyer, in Bot. Magaz. Tab. 8050 (1905).] Nach Mohl liegt ein Kurzweig vor, dessen beide Blätter mit ihren Rändern zu einem Doppelblatt verwachsen sind. Für diese Deutung spricht nach v. Mohl die anatomische Struktur; das Doppelblatt wird von zwei vollständigen, getrennten Gefäßbündeln mit Schutzscheide durchzogen, ferner ist Transfusionsgewebe ausgebildet. Das Hadrom der Bündel ist nach der Unterseite des Doppelblattes gewandt; danach sind die beiden Blätter mit den gegen die Achse des Triebes gerichteten Rändern verwachsen; die scheinbare Oberseite ist morphologisch die Unterseite. Dagegen spricht auch nicht, daß Spaltöffnungen nur auf der Unterseite des Doppelblattes (der morphologischen Oberseite) vorkommen; auch bei anderen Coniferen treten hier die Spaltöffnungen auf, wenn die Blattunterseite nach oben gekehrt wird. Der Kurzweig entspricht also hiernach dem von *Pinus*, nur daß bei *Sciadopitys* die Schuppenblätter an der Basis des Kurzweiges fehlen. Auch die Jugendstadien sind denen von *Pinus* vergleichbar. Die Keimpflanze hat zwei linealisch-lanzettliche Kotyledonen, dann folgen ca. 6 Blätter des ersten Jahrestriebes, die mit den Kotyledonen einen Scheinquirl bilden und in der Form ihnen ähnlich sind. Alle diese Blätter haben ein Gefäßbündel. (Nach Masters sind die Primärblätter über den Kotyledonen nicht quirlig gedrängt, sondern durch deutliche Internodien getrennt.) Strasburger, der die Entwicklungsgeschichte untersuchte, schließt sich der Ansicht Mohls an. Die Anlage entspricht der einer normalen Achselknospe; die Vereinigung der beiden Blätter des Kurzweiges geht bis auf die jüngsten Stadien zurück, so daß ein Vegetationskegel zwischen ihnen sich zu keiner Zeit nachweisen läßt.

Demgegenüber steht die Auffassung des Triebes als eines Cladodiums, also ganz von Sproßnatur. Diese Ansicht sprach schon Alex. Dickson aus, der als erster erkannte, daß die »Blätter« der älteren Autoren (Siebold et Zuccarini, auch Parlatore) eine andere Deutung beanspruchen. Mit der »Doppelblatt«-Natur des Gebildes stehen die Weiterbildungen im Widerspruch, die Carrrière beobachtete und abbildete. Es kommen gabelige Teilungen und weitere Verzweigungen vor, am Ende kann sogar ein Wirtel von kleinen »Blättern« entstehen. Auch Masters sprach sich dafür aus, daß man den Trieb nicht sicher der einen oder anderen morphologischen Kategorie zuweisen kann.

Name von *oxia* (Schirm) und *πυτος* (Fichte), Schirmtanze, wegen der spreizenden Quirle der Cladodien.

1 Art, *S. verticillata* (Thunb.) Sieb. et Zucc., in Japan, besonders in Zentral-Hondo im Kiso-gawa-Tal und am Koya-san und seiner unmittelbaren Umgebung (daher der japanische Name Koya-maki), von 600—1000 m oft bestandbildend oder im Mischwald, selten in Shikoku, ferner in Parks und Tempelhainen kultiviert, aber nicht besonders häufig; Baum bis 40 m hoch, Cladodien bis 10 cm, Zapfen 5—10 cm lang. Die interessante Art, die ohne nähere Verwandte unter den Coniferen ist, wurde zuerst von Thunberg, der den Baum in Japan 1775—76 sah, als *Taxus verticillata* beschrieben; sie kam 1853 durch Lobb nach England, doch ging die Pflanze wieder ein; 1861 wurde sie durch John Gould Veitch und ungefähr zur selben Zeit durch Robert Fortune wieder eingeführt. In Deutschland winterhart.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): *S. tertaria* Menzel, der lebenden Art sehr nahestehend, findet sich im Miocän der Rheinlande und Schlesiens sowie noch im Pliocän von Frankfurt a. M. Aber auch in älteren Schichten sind die charakteristischen Doppelnadeln nicht selten, dann meist als *Sciadopitytes* Göpp. bezeichnet. Solche finden sich in der Kreide von Grönland (*S. Hallei* Florin u. a., darunter auch »*Pinus*« *Crameri* Heer), *S. Nathorstii* Halle in Kreide und Oberem Jura von Grönland bzw. Norwegen, hier auch weitere Arten, *S. macrophylla* Florin im Mittleren Jura von Norwegen, *S. scanica* Florin im Rhät von Schweden. [Vgl. Florin, Svensk. Bot. Tidskr. 16 (1922) 260.]

**2. Sequoia** Endl., Syn. Conif. (1847) 197 [*Condyllocarpus* Salisb. ex Lambert, Descr. Gen. *Pinus* ed. 3 (1832) 120, T. 64 (non Desf.; nomen!); *Wellingtonia* Lindl., in Gard. Chron. (1853) 823; *Washingtonia* Winslow ex Hook., Kew. Journ. VII (1855) 29; *Gigantabies* Senilis, Pinac. (1866) 77; *Steinhauera* Presl. in Sternberg, Fl. Vorwelt II (1838) 202, T. 49 et 57, Post et O. Ktze. Lexic. (1903) 533 (nach der Liste des Wiener Kongresses 1905 ein nomen rejiciendum).]

**Wichtige Literatur:** Jepson, The Silva of California, Mem. Univ. Calif. II (1910) 127 bis 146, T. 36—50. — Sargent, Silva N. Amer. X (1896) 139—148, T. 535—536; dort Angaben

über die ältere Literatur. — A. Scougart, Les arbres géants de la Californie, in Bull. Soc. R. Bot. Belg. LV (1923) 73—88. —

Blüten monözisch. ♂ Blüten an kurzen Zweigen terminal oder in der Achsel oberer Blätter, eiförmig oder oval, gestielt, am Grunde von dicken Knospenschuppen umgeben; Stam. zahlreich, Filament kurz fadenförmig, Antherenschuppe breit eiförmig, am Grunde unterhalb des Stieles mit 2—5, gewöhnlich 3 voneinander größtenteils getrennten, ovalen Sporangien, die mit einem Längsriss nach innen (oberseits) sich öffnen. ♀ Blüten terminal, mit zahlreichen Schuppen; Carp. in eine ± lange Spitze verschmälert, mit Schuppenwulst unterhalb des spitzen Endes; Samenanlagen 3—9 in 1—2 Reihen, zuerst aufrechit und dann allmählich mit der Mikropyle nach unten gerichtet. Blüten im Herbst vorgebildet, Bestäubung im Frühjahr, Reife des Zapfens im selben Jahr, Zapfen nach Öffnung und Abfall der Samen persistierend. Zapfen ellipsoidisch, holzig; Schuppen außen in eine quergezogene rhombische Fläche ausgebreitet, die im Zentrum meist einen kleinen Stachel trägt; Samen 5—9, frei hängend, zusammengedrückt, zweiflügelig, mit dünnkrustiger



Fig. 181. A *Sequoia gigantea* (Lindl.) Deenc., Fruchzweig, nat. Größe. B und a—c *S. sempervirens* Endl.; B ♂ Blütenzweig, a Stam. von unten, a' von oben, b Fruchzapfen, c Schuppe aus demselben von oben. B und b nat. Größe, a, a' und c vergr. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 87, Fig. 43.)

Schale; Embryo gerade, Kotyledonen 4—6. — Gigantische Bäume mit verhältnismäßig kurzen, horizontalen Ästen; Stamm mit dicker, außen faseriger Borke; Blätter schuppenförmig, pfriemlich bis breit lanzettlich, lang herablaufend oder linealisch lanzettlich, zweireihig ausgebreitet. Name nach dem talentvollen Cherokee-Indianer Sequoyah (George Guess). — Typische Art: *S. sempervirens* Endl. —

2 Arten in Kalifornien. A. Zapfen 4—6 cm lang; Blätter schuppenförmig; Laubknospen werden nicht ausgebildet. *S. gigantea* (Lindl.) Deenc. (*Wellingtonia gigantea* Lindl., *Sequoia Wellingtonia* Seeman, Big Tree, Mammut-Baum), in Kalifornien an den Westhängen der Sierra Nevada, im nördlichen Teil zwischen 4700 und 5800 Fuß, im südlichen zwischen 5000 und 7500 Fuß. Die Hauptentwicklung fällt in das Gebiet des Kings River, Kaweah River und Tule River, wo die einzelnen größeren Forsten, in denen die *Sequoia* dominiert, nahe beieinander liegen und einen fast ununterbrochenen Gürtel bilden. Hier wird der Baum im *Sequoia* National Park geschützt; eine kleinere Gruppe besonders starker Bäume wird inmitten der Kings-River-Forsten als General Grant National Park geschützt. In einzelnen der großen Forsten dieses Gebiets kommen 10 000 bis 20 000 Stämme vor; auch ist hier reichlicher Nachwuchs vorhanden. Nördlich und südlich dieses Zentrums sind eine Anzahl kleinerer »Groves« bekannt, in denen der Big Tree auf tiefgründigem, feuchtem Boden der dominierende Bestandteil ist. Der nördlichste Standort (nur 6 Bäume) ist am Middle Fork des American River, der südlichste im Quellgebiet des Deer Creek, der sich südlich an den Tule River anschließt. Der mächtige, nach oben zu sich nur wenig verjüngende Stamm ist von einer gewöhnlichen Höhe von 70—90 m, erreicht aber auch Höhen von über 100 m (etwa 105 bis 110 m) und einen Durchmesser von 8 m, 4 m über dem Grund gemessen, die Basis selbst ist noch bedeutend im Umfang vergrößert. Das Alter ist nach den Jahresringen sicher bis auf 2200—2300

Jahre festgestellt, wurde auch an einem Exemplar nach sorgfältiger Schätzung auf ca. 4000 Jahre berechnet. Jüngere Exemplare sind von Pyramidenform, bis tief herab beästet, später verdickt sich der Stamm am Grunde und wird bis zur Höhe von etwa 50 m. astfrei, die Krone ist dann schmal, die Äste sind verhältnismäßig kurz, horizontal abstehend. Die rotbraune Borke löst sich in feinen Plättchen ab; sie ist nach außen zu weich, faserig und erreicht große Dicke (an alten

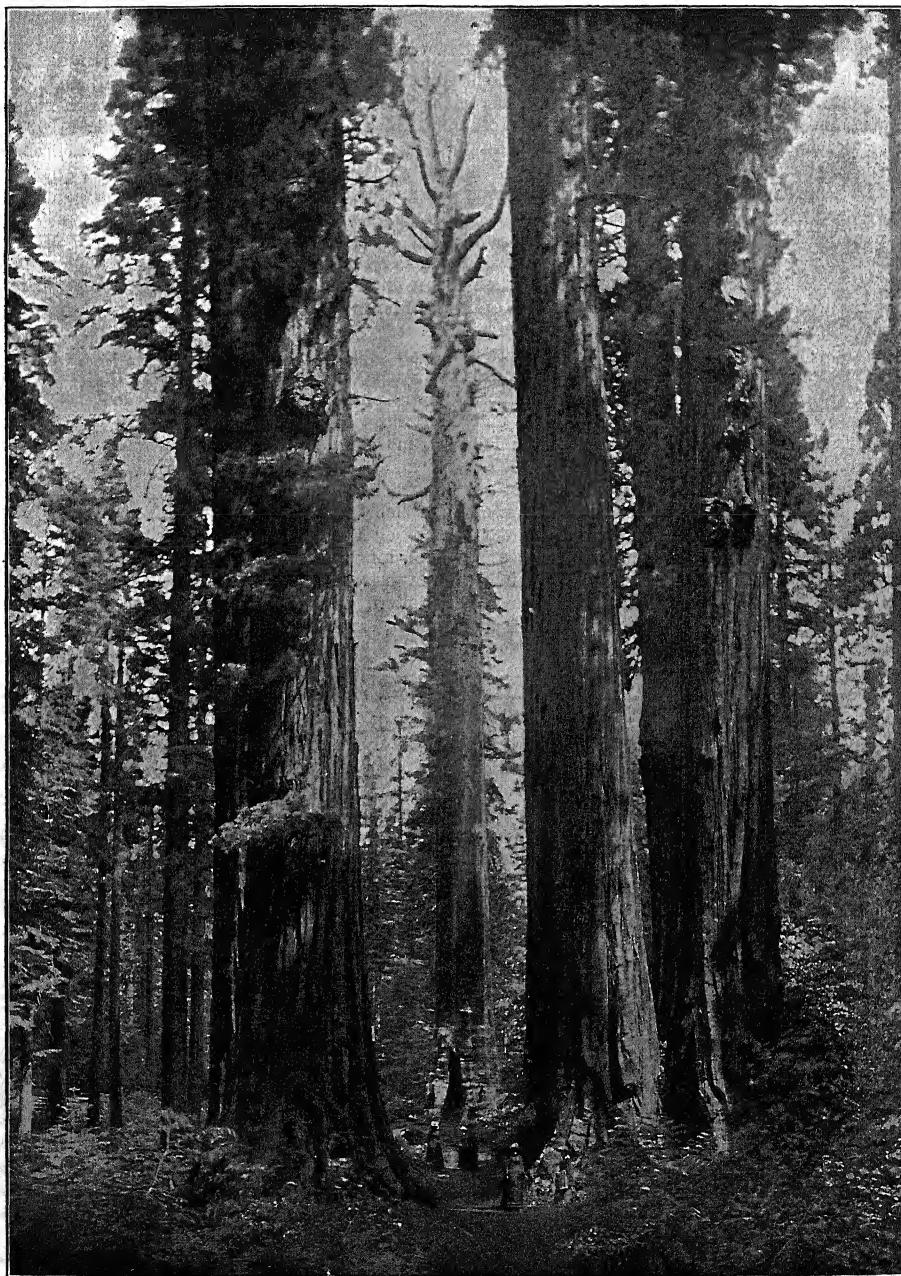


Fig. 182. *Sequoia gigantea* (Lindl.) Decne. Californien, Sierra Nevada, Calaveras Big Tree Grove. (Nach Harshberger in Engler-Drude. Vegetation der Erde XIII.)

Stämmen bis  $\frac{1}{2}$  m). Die die Äste aufbauenden Haupttriebe sind steif, reich kurz verzweigt; Blätter allseitwendig, pfriemlich lanzettlich bis lanzettlich, spitz, dick, aufrecht und  $\pm$  anliegend, herablaufend, am Rücken gerundet oder stumpf gekielt, beiderseits mit Spaltöffnungen versehen; das freie Ende ist ca. 2–6 mm lang. Die Blüten, besonders die ♂, werden in großer Zahl produziert; die Antherenschuppe ist eiförmig, gezähnelt. Die ♀ Blüten enthalten ca. 30 Schuppen; das Carp. ist allmählich lang gespitzt verschmäler. Der Zapfen ist ellipsoidisch oder eiförmig-ellipsoidisch; von außen sieht man die quergezogenen rhombischen, bis ca. 2 cm breiten Schilder, die schwach quergekielt und runzelig sind, mit Vertiefung und kleinem Stachel im Zentrum; vor der Fläche gesehen sind die Schuppen, die nach der Basis zu allmählich dünner werden, ca. halbelliptisch und tragen in 2 Reihen im unteren Teil bis 9 Samen. Der Zapfen öffnet sich nur wenig und behält dabei seine Form. Das Holz des Stammes ist hellrot, leicht, aber dauerhaft im Boden. Die ersten näheren Nachrichten über den Riesen des kalifornischen Waldes gab der Reisende William Lobb (1850), der auch die *Sequoia* nach Europa einführte. Auf seinem Material beruht die Beschreibung der *Wellingtonia gigantea* von Lindley. Die Art wird jetzt in Europa in Parks viel kultiviert.

B. Zapfen 2–2,5 cm lang; Blätter schuppenförmig und linealisch-lanzettlich, zweireihig ausgebreitet; am Ende der Zweige Laubknospen mit lederigen, rundlichen Schuppen, die am Grunde der neuen Triebe persistieren. *S. sempervirens* (Lamb.) Endl. (Redwood, Palo Colorado). Dieser als Nutzholz wichtigste Baum Kaliforniens wächst in der feuchten Küstenregion, sein Gedeihen ist bedingt durch große Regenmenge und starken Nebel in der trockeneren Jahreszeit bei geringen Temperaturschwankungen; das nördlichste Vorkommen ist am Chetco-River in der Südwestecke von Oregon, die Verbreitung erstreckt sich dann bis Monterey (>Redwood-Belt); hier wächst die Art von der Seenähe bis zu ca. 1000 m Höhe der Coast-Range nach der Seeseite zu an Abhängen und in Flusstäler; ihre stärkste Entwicklung findet sie in der Gegend des Smith-River und Eel-River; sie bildet öfters reine Bestände oder tritt mit anderen Coniferen untermischt auf. *S. sempervirens* gibt der *S. gigantea* an Höhe nichts nach und übertrifft sie vielleicht noch; 80–90 m Höhe sind keine Seltenheit, einzelne Exemplare sollen 110–115 m erreichen; die Art ist schnellwüchsiger als ihre Verwandte, große Bäume sind 400–1300 Jahre alt. Charakteristisch ist die große Regenerationsfähigkeit, die ein Ausrotten verhindert; aus der mächtig verbreiterten Übergangszone von den flach streichenden Seitenwurzeln zum Stamm erheben sich Stockausschläge, so daß ein alter Baumstumpf von einem weiten Kreis von Stämmen der zweiten Generation umgeben sein kann. Der Stamm verjüngt sich nach oben zu wenig, er ist hoch hinauf astfrei, die Krone ist unregelmäßig, relativ schmal; Borke tiefrißig. Blätter an kleineren Seitenzweigen linealisch-lanzettlich, lederig, spitz, bis über 2 cm lang, zweireihig spreizend, an Leitrieben und an den blütentragenden Zweigsystemen schuppenförmig, sprezend oder  $\pm$  angedrückt, lanzettlich bis eiförmig-lanzettlich, unterseits gerundet; zwischen beiden Formen Übergänge. ♀ Blüten am Ende kurzer Zweige, Carp. breit eiförmig, zugespitzt; Zapfen 2–2,5 cm lang, oval, Schuppen am reifen Zapfen stark klaffend, plötzlich am Ende in eine rhombische Platte verbreitert, nach unten zu keilförmig-stielförmig zusammengezogen.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): Die heute auf zwei Arten beschränkte Gattung ist in zahlreichen Arten aus der Kreide und dem Tertiär von Europa, Asien und Nordamerika bekannt; ähnliche Reste kommen auch schon im Jura vor, so *S. problematica* Flügel et Zeiller im Oberen Jura von Boulogne. *S. concinna* Heer, *S. Reichenbachii* (Geinitz) Heer, *S. minor* Velenovsky u. a. Arten sind für die Kreide von Spitzbergen, Böhmen usw. nachgewiesen. Im Tertiär, vom Eo- bis zum Pliocän reichend, sind *S. Couttsiae* Heer und *S. Langsdorffii* Brong. weit verbreitet, die den beiden lebenden Arten äußerst ähnlich sind. Das Holz der letzteren Art (*Taxodioxylon sequoianum* Gotha, vgl. S. 407) ist unter den Ligniten der mitteleuropäischen Braunkohle viel häufiger als früher angenommen wurde. [Vgl. Kräuse, Naturwissensch. (1925).]

3. *Taxodium* Richard, in Ann. Mus. XVI (1810) 298 (*Schubertia* Mirbel [1812]; *Cupressinata* Senilis [1866]).

**Wichtigste Literatur:** Sargent, Silva N. Amer. X (1896) 149. — Harper, Bull. Torr. Bot. Cl. XXIX (1902) 383–399, XXXII (1905) 105–115. —

Blüten monözisch. ♂ Blüten kurz gestielt oder fast sitzend, in der Achsel schuppenförmiger Brakteen, in langen terminalen rispenartigen Blütenständen; Stam. wenig zahlreich, Filament dünn, plötzlich in die eiförmige Antherenschuppe verbreitert, die an der Innenseite am Grunde in zwei Reihen 5–9 fast kugelige, mit Längsrift sich öffnende Sporangien trägt. ♀ Blüten einzeln terminal an kurzen, mit Schuppenblättern versehenen Zweiglein, fast kugelig; Carp. zugespitzt, mit kurzem fleischigem Schuppenwulst, mit 2 aufrechten Samenanlagen\*). Blütenknospen im Herbst angelegt, mit vielen dünnen, breiten

\*) In der Achsel des Carp. treten zuerst in der Knospe zwei kleine Anschwellungen hervor, die späteren Samenanlagen. Der Schuppenwulst erscheint als kleines Kissen einige Wochen vor der Bestäubung und wächst im Frühjahr zwischen Samenanlagen und Carp. heraus. Das weitere Wachstum beschränkt sich auf den basalen Teil, an dem Carp. und Schuppenwulst nicht unterscheid-

Schuppen bedeckt; Bestäubung im Frühjahr, Reife des Zapfens im selben Jahre, Zapfen nach Abfall der Samen persistierend. Zapfen holzig, ungefähr kugelig, kurz gestielt; Zapfenschuppen von einem dünnen Stiel aus in eine unregelmäßig vierseitige Fläche plötzlich verbreitert; die Schilder, wie sie sich bei Betrachtung des Zapfens von außen darstellen, werden im unteren kleineren Teil vom Carp. gebildet, dessen Spitze noch als kleiner Rest kenntlich ist; über den gebogenen oberen Rand dieses Teiles breitet sich durch eine Furche getrennt der über das Carp. hinausgewachsene Schuppenwulst aus, der am oberen Rand etwas gekerbt und mit ± deutlichen Längsriefen versehen ist; innen scheidet die Schuppe rotes Harz aus, das auch in angetrockneten Tropfen gelegentlich außen auf dem Zapfen zu sehen ist; Samen 2 seitlich dem Stiel der Schuppen angewachsen, unregelmäßig dreikantig, nach unten zu verschmälert, mit 3 schwachen Flügeln, Schale glänzend, dick; Kotyledonen



Fig. 183. *Taxodium distichum* und *Nyssa uniflora* in der »Cypress Swamp«-Formation, Mississippi, Pearl-River. (Nach Harshberger, in Engler-Drude, Vegetation der Erde XIII.)

4—9. — Bäume mit schuppiger Borke; Zweige oft von sympodialer Aufbau\*), kleine Seitenzweige im ganzen mit den Blättern abfallig; Wurzeln oft mit holzigen Kniebildung. Der Name bedeutet *Taxus*-ähnlicher Baum. — Typische Art *T. distichum* (L.) Rich.

bar sind, und auf den oberen freien Teil des Wulstes als Schutzorgan für die Samenanlagen; die Spitze des Carp. bleibt klein. Der Wulst schließt die Höhlung, in der die Samenanlagen liegen. Im Verlauf der Entwicklung wird die Anheftungsfläche der Samenanlage immer größer, so daß der reife Same außen der Innenseite der Schuppe fast ganz angewachsen ist.

\*) Über den Aufbau des Zweigsystems von *Taxodium distichum* macht Velenovský nähere Angaben (Sitzungsber. K. Böhm. Ges. Wissensch. 1888 [1889] 365—368; kürzer auch in Vergl. Morphol. der Pflanzen II [1907] 589—590). Die nur Schuppenblätter tragenden Langzweige werden mehrere Jahre hindurch sympodial zusammengesetzt; der obere Triebteil vertrocknet und bleibt so mehrere Jahre stehen; die Fortsetzung geschieht aus einer Knospe, die etwa in der Mitte des jährigen Triebes in der Achsel eines Schuppenblattes sitzt. Die Sympodialglieder strecken sich, so daß die vertrockneten Enden scheinbar seitlich stehen. Wenn eine neue Verzweigung eines Haupttriebes oder eine Fruchtbildung stattfinden soll, so vertrocknet die Spitze des diesjährigen Triebes

3 Arten im südöstlichen Nordamerika und in Mexiko. *T. distichum* (L.) Rich. ist ein hervorragender Charakterbaum der Sümpfe und Flußniederungen der südl. atlantischen Staaten und der Golfstaaten der Union, in den „River swamps“, die gewöhnlich mehrere Monate unter Wasser stehen oder auf Strecken, die sogar dauernd unter Wasser stehen, in sehr lichtem Bestande öfters fast rein auf große Strecken oder mit Laubhölzern gemischt, über die die großen Stämme hinwirrigen. In Europa wird die Art viel kultiviert und ist in Parks auf feuchten Stellen mit hohem Grundwasserstand in schönen Exemplaren entwickelt, doch bleibt sie hier von dauernd pyramidalem Wuchs, während die Krone in der Heimat im Alter flach schirmförmig wird. Die Basis des Stammes ist dick konisch angeschwollen; von den weit horizontal streichenden Wurzeln entspringen zahlreiche, oben gerundete, aufrechte Auswüchse (Wurzelknie), die oft einen Fuß im Durchmesser halten;

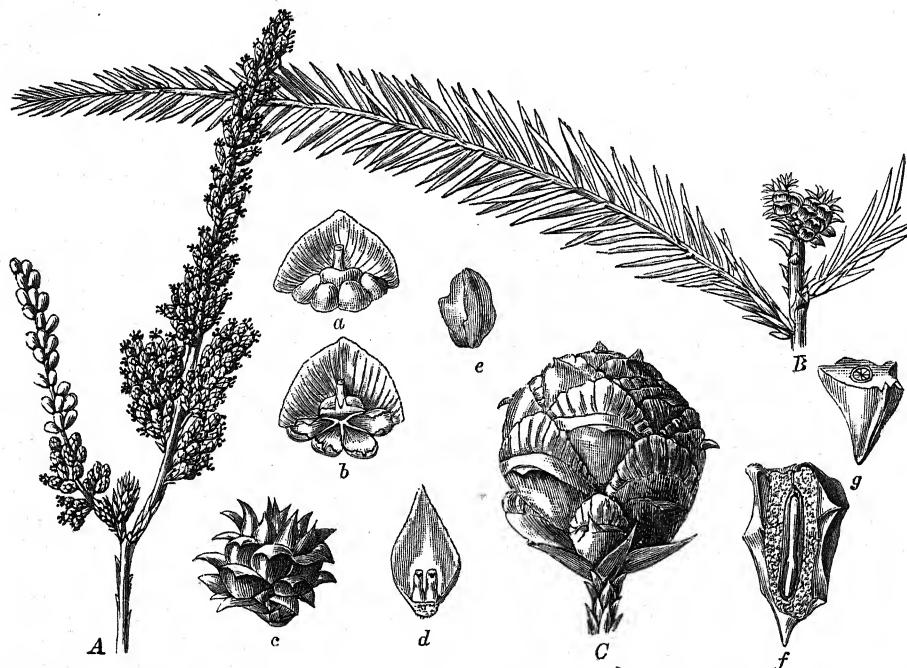


Fig. 184. *Taxodium distichum* (L.) Rich. A ♂ Zweige, am Grunde des linken zwei ♀ Blüten. B Zweig mit zwei ♀ Blüten, unterhalb derselben zwei abfällige Kurzzweige (der rechte nur im Ansatz gezeichnet). C Frucht noch nicht ganz reif. a und b Stam. von unten, bei b mit geöffneten Antheren. c ♀ Blüte. d Fruchtblatt mit zwei Samenanlagen. e Same. f Derselbe im Längsschnitt. g Quer durchschnitten. a-d, f-g ca. 3mal vergr., C etwas vergr. (Mit Ausnahme von C nach Richard, E. P. 1. Auf. II. 1. p. 90.)

diese Wurzelknie werden besonders bei sehr nassem Standort entwickelt und ragen oft mehrere Fuß

nicht; sie trägt am Ende regelmäßig zwei große beschuppte Winterknospen, die dann zu zwei neuen schuppentragenden Zweigen heranwachsen, wobei der terminale aus der Terminalknospe hervorgeht; oder es entwickeln sich aus den Knospen 1–2 gestielte Zapfen.

Die abfalligen Kurzzweige mit gescheitelten Blättern kommen nicht nur an den diesjährigen, sondern auch an älteren Langzweigen vor. An den ersten bringen einige mittlere Schuppenblätter die Kurzzweige hervor, die im Herbst völlig abfallen und nur eine Narbe hinterlassen. In der Achsel anderer Schuppenblätter aber entsteht statt des Kurzzweiges nur eine Knospe, deren erstes Schuppenpaar transversal gerichtet ist. Einige von diesen Knospen bilden im nächsten Jahre Langzweige, andere Kurzzweige mit gescheitelten Blättern. Die letzteren fallen ab, aber an ihrem Grunde bleiben die Schuppenblätter stehen; in der Achsel von einem der Schuppenblätter (gewöhnlich von einem der beiden ersten transversalen) entsteht eine beschuppte Knospe, deren erste Blätter wieder transversal fallen und die im nächsten Frühjahr wieder zu einem abfalligen Zweiglein auswachsen. Diese Entwicklung kann mehrere Jahre so fortgehen. Die neuen Knospen wechseln wegen der transversalen Stellung der ersten Blätter regelmäßig ihre Entstehungsebene und die ganz verkürzten Kurzzweige (deren auswachsendes beblättertes Ende abfällt) sind demnach Sympodien. Die an diesen Kurzzweigen neu gebildete Knospe drückt die vorjährige Narbe zur Seite und das abfallige Zweiglein steht immer scheinbar terminal.

aus dem Wasser hervor, auf feuchtem, nicht vom Wasser bedecktem Boden sind sie niedriger; sie dienen der Durchlüftung der Wurzeln. *T. distichum* erreicht eine Höhe von 50 m, der Stamm ist hoch hinauf astrein, die Borke ist leicht rissig. Die jährlich abfallenden, horizontal spreizenden einem Fiederblatt gleichenden Kurzzweige sind meist 5—10 cm lang, ihre linealischen, etwas spitzlichen, ca. 7—13 cm langen, hellgrünen Blätter sind gescheitelt. Die ♂ Blüten stehen an blattlosen, 10—18 cm langen Zweigen gedrängt, entweder einzeln in der Achsel von Schuppen oder an kurzen Seitenzweigen, so daß sie einen schmalen Blütenstand bilden; solche Zweige treten oft zu großen rispenartigen Blütenständen zusammen. Die kugeligen oder umgekehrte eiförmigen Zapfen sind 20—30 mm im Durchmesser. — Nahe verwandt ist *T. ascendens* Brongn. (*T. imbricarium* [Nutt.] Harper)\*, welche Art innerhalb des Verbreitungsgebietes von *T. distichum* zerstreut auf halbsumpfigem, sandigem Boden mehr an abflußlosen Gewässern, auch an kleinen Flüssen vorkommt; meist kleiner als *T. distichum*, Borke dick, stark gefurcht; Blätter der abfalligen, jährigen Kurztriebe pfriemlich, gebogen, dem Zweig angedrückt, 5—10 mm lang. Die dritte Art, *T. mucronatum* Tenore (*T. mexicanum* Carr.) kommt weit verbreitet auf dem mexikanischen Tafelland bei 1400 bis 2300 m an Flussläufen und Gebirgsbächen vor; auch diese Art ist mit *T. distichum* nahe verwandt und an Herbarexemplaren kaum unterscheidbar; die Äste sind bogenförmig geneigt und lassen die dünnen Zweige weit herabhängen; die Kurzzweige mit gescheiteten Blättern werden erst im zweiten Jahre abgeworfen; die ♂ Blüten sind größer als bei *T. distichum*; einzelne riesige Exemplare der Art von hohem Alter haben eine gewisse Berühmtheit erlangt, so der arbol de la noche triste in dem Orte Popatela bei Mexiko, in dessen Schatten Cortez nach dem Rückzug von Mexiko die Reste seiner Truppen vorbeidefilieren ließ.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): Zweige von *T.* sind in allen tertiären Ablagerungen von Eozän bis Pliozän häufig in Nordamerika, Asien und Europa zu finden, in Nordamerika auch noch quartär. Sie lassen sich von der lebenden Sumpfzypresse kaum unterscheiden, werden daher meist als *T. distichum miocenicum* Heer u. a. bezeichnet. *T.*-stämme sind an der Zusammensetzung der Braunkohle beteiligt, allerdings sind sie bei weitem nicht so häufig, als man früher angenommen hat (vgl. S. 407).

**4. *Glyptostrobus*** Endl., Syn. Conif. (1847) 69; K. Koch, Dendrol. II. 2 (1873) 191; Masters in Journ. of Bot. XXXVIII (1900) 37—40 (*Taxodium* spec. aut.) — Blüten monözisch. ♂ Blüten an kurzen Zweiglein endständig, zahlreich gedrängt; Stam. mit kurzem Filament, Antherenschuppe breit, am Grunde mit 3—4 Sporangien. ♀ Blüten an Seitenzweigen endständig, ähnlich denen von *Taxodium*; Samenanlagen 2 aufrecht; Zapfen schmal verkehrt-eiförmig, Schuppenwulst über das Carpellende hinaus stark verlängert, der bogige obere Rand gekerbt; Schuppen länger gestreckt als bei *Taxodium*, nicht schildförmig, sondern mehr dachig übereinanderfallend; Samen eckig, schmal geflügelt. — Kleiner Baum oder Strauch mit steifen Zweigen, die ausdauernden Zweige mit schuppenförmigen, angedrückten oder etwas abstehenden kleinen Blättern, die kurzen abfalligen Zweige mit allseitig gerichteten nadelförmigen, kantigen, seitlich zusammengedrückten Blättern oder auch nach oben zu mit Schuppenblättern. — Der Name von γλυπτος (eingegraben, eingezeichnet) und στροβος (für στροβιλος Zapfen), wegen der Kerbung der Fruchtschuppen.

1 Art in Südostchina, dort häufig angepflanzt, *G. pensilis* (Stount.) K. Koch (*G. heterophyllus* [Brong.] Endl., *Thuya lineata* Poir?); Zapfen 15—20 mm lang.

Die Gattung *G.* ist wenig bekannt und ist oft mit *Taxodium* vereinigt worden. Über die Abfälligkeit der Kurzzweige mit den oft nadelförmigen (bis 1 cm langen) Blättern finden sich in der Literatur widersprechende Angaben.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): Von Eozän bis zum Pliozän finden sich auf der Nordhalbkugel bis zur Arktis die Laub-, Zapfen- und Holzreste von *G. europaeus* Heer, der vielleicht von baumartigem Wuchs war. Möglicherweise ist die Gattung schon in der Unteren Kreide von Grönland vorhanden.

**5. *Cryptomeria*** D. Don, in Trans. Linn. Soc. XVIII (1839) 166 T. 13 Fig. 1; Hook. Icon. T. 668 (1844); Siebold et Zuccarini, Fl. Japon. II (1842) 41—54, T. 124, 124b; Shirasawa, Icon. Ess. Forest. I (1900) T. 9 Fig. 25—42; Wilson, Conif. and Taxads of Japan (1916) 66—71 T. 48—49. — Blüten monözisch. ♂ Blüten axillär, an jungen Zweigen ährenförmig gedrängt, sitzend, am Grunde mit wenigen Schuppenblättern; Stam. spiralig,

\*) Die Art wurde 1833 von Brongniart kurz als *T. ascendens* beschrieben, Nuttal gab 1818 keinen Artnamen, sondern bezeichnete die Form als *Cupressus disticha* β. *imbricaria*, welcher Name von Harper l. c. als Artname aufgenommen wurde. Harper tritt auf Grund eingehender Erwägung der morphologischen und pflanzengeographischen Verhältnisse dafür ein, daß *T. ascendens* eine selbständige Art und keine Standortsform von *T. distichum* ist (vgl. auch Mitteil. Deutsch. Dendr. Ges. 1908).

Filament sehr kurz, Antherenschuppe breit dreieckig-rundlich, am unteren Rande mit 4—5 rundlichen, längs aufspringenden Sporangien; Pollen glatt. ♀ Blüten am Ende kurzer Zweige, am Grunde von unfruchtbaren Schuppenblättern umgeben; Carp. mit der Fruchtschuppe großenteils verwachsen, lanzettlich, an der älteren Blüte die Fruchtschuppe etwas überragend\*), letztere breit, im oberen Teil gezähnt-eingeschlitzt; Samenanlagen 2—5 am Grunde der Fruchtschuppe aufrechit. Zapfen aufspringend und nach Abfall der Samen bleibend, kugelig oder kugelig-eiförmig; Carp. lanzettlich, spitz, bis über die Mitte mit der Fruchtschuppe verwachsen, nach oben zu frei, oft zurückgebogen, schwach verholzend; Fruchtschuppe über das Carp. verlängert, mit 4—5 starren, linealisch lanzettlichen, spitzen Zähnen eingeschnitten; Samen 2—5 zusammengedrückt kantig, mit 2—3



Fig. 185. *Cryptomeria japonica* (L. f.) Don, Zweig links mit ♂ Blüten, rechts mit Frucht, etwa auf  $\frac{2}{3}$  reduziert, links bei ♂ die ♂ Blütenhöhle in nat. Größe, a Stam. vom Rütteln, b von innen, c Zapfenschuppe vom Rücken, d von der Seite, e Same, a—d vergr. (Nach dem Leben; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 89.)



Fig. 186. *Athrotaxis cupressoides* Don. Zweig mit ♀ und ♂ Blüten. a ♂ Blüte, b und c Stam. d Ältere ♀ Blüte, e Schuppe daraus. a—e vergr. (Nach Hook. Ic. T. 559; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 89.)

schmalen Flügeln, Integument krustig, Embryo mit 2 Kotyledonen. — Hoher Baum mit pyramidaler Krone; Äste aufrecht oder abstehend; Zweigknospen nackt; Blätter mehrere Jahre dauernd, genähert, allseitig abstehend, linealisch pfriemlich, ± sichelförmig gebogen, spitz, unten schärfer, oben stumpfer gekielt.

Name von *κρυπτός* (verborgen) und *μέρος* (Teil) wegen der eingeschlossenen Samen.

*C. japonica* (L. f.) Don, in Japan und China; jap. Sugi; in Japan von Südkiushiu bis Nordhondo verbreitet, waldbildend; wegen der starken Kultur ist schwer anzugeben, in welchen Grenzen die Art wild vorkommt; das Indigenat in China ist noch zweifelhaft, angepflanzt ist die Cryptomerie in Süd- und Zentralchina weit verbreitet. 1842 kam Samen aus China nach Kew, etwas später wurde die Art durch Lobb aus Japan nach Europa eingeführt; jetzt ist sie in Europa viel in Kultur und gedeiht auch in Deutschland gut bei genügender Feuchtigkeit der Luft und des Bodens. In Japan ist der edelgeformte Baum sehr populär und wird in Alleen, Tempelhainen usw.

\* Die Fruchtschuppe erscheint zunächst als kleiner Wulst zwischen den Samenanlagen und dem Carp., der gezähnte obere Rand entwickelt sich erst später.

überall seit alter Zeit gepflanzt; sein leichtes, weißes, dichtes und widerstandsfähiges Holz ist als Bau- und Nutzholz wichtig. Die *Cryptomerie* wird 20–40, gelegentlich auch bis 60 m hoch; abgeschlagen bildet sie zahlreiche Stockausschläge; Blätter ca. 10 bis über 20 mm lang, Zapfen 1,5–2 cm lang. Eine Reihe von Gartenformen sind bekannt, am bemerkenswertesten ist die var. *elegans*, wahrscheinlich nur eine fixierte Sämlingsform, die durch längere, feinere, weichere mehr abstehende Blätter ausgezeichnet ist. — Von China, Yünnan beschrieb Hayata eine zweite Art, *C. Kawaii*, die sich durch kürzere Fruchtschuppe mit kürzeren Zähnen auszeichnen soll.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): Die Zweige und Zapfen von *Cryptomerites du Noyer* (Baily) Sew. aus englischem Eozän sind der lebenden Gattung sehr ähnlich. Gespaltene Zapfenschuppen finden sich bei einer ganzen Anzahl ausgestorbener Formen (*Voltzia* u. a.), ihre Stellung ist aber noch unsicher. Dies gilt auch für die als *Cryptomeriopsis* Stopes et Fuji bezeichneten strukturbietenden Zweige aus der Kreide von Japan, die abweichenden Holzbau zeigen. Ein als *Cr.* bezeichnetes Holz aus dem Tertiär Böhmens ist ebenfalls zweifelhaft.

**6. Athrotaxis** D. Don, in Trans. Linn. Soc. XVIII (1839) 171 T. 13 Fig. 2; Hook. Icon. T. 559, 573, 574; Veitch's Man. Conif. New Ed. (A. H. Kent) (1900) 259–262; A. J. Eames, in Ann. of Bot. XXVII (1913) 26 ff. (*Athrotaxis* Endl., Syn. Conif. (1847) 193 et aut.). Blüten monözisch. ♂ Blüten einzeln terminal an kurzen Zweigen, am Grunde von einigen häutigen Schuppenblättern umgeben, klein; Stam. mit dünnem, ziemlich langem, von der Blütenachse senkrecht abstehendem Filament, Antherenschuppe aufgerichtet, elliptisch bis breit eiförmig, Sporangien 2 (bis 3)\*), vom Unterrand der Schuppe neben dem Stiel herabhängend, frei, ellipsoidisch, mit einem Längsriss aufspringend. ♀ Blüten terminal, rundlich-eiförmig; Carp. eiförmig, zugespitzt, flach, lederig, imbrikat, kurz dick gestielt, mit breitem Schuppenwulst; Samenanlagen 3–6 in einer Vertiefung unterhalb des oberen Randes des Schuppenwulstes an der Basis befestigt, umgewendet, mit der Mikropyle nach der Basis der Schuppe gerichtet, frei. Zapfen rundlich-eiförmig, holzig; bei der Reife wird die stielförmige Basis der Schuppe verlängert und steht von der Zapfenachse senkrecht ab; die Stärke des Schuppenwulstes ist bei den Arten verschieden; bei *A. selaginoides* ist das freie eiförmige, zugespitzte Carpellende senkrecht aufgerichtet und ragt weit über den Rand des schwach entwickelten Wulstes hinaus (Fig. 187), bei *A. laxifolia* ist der letztere stärker entwickelt und liegt in gleicher Höhe mit der Carpellspitze, bei *A. cupressoides* ragt der dicke, breit gerundete Wulst über die kleine freie Spitze des Carp. hinaus; Samen 3–6 der Schuppe aufliegend, an den Seitenrändern schmal geflügelt, Schale dünn krustig. — Kleine oder mittlere Bäume mit spiralligen, imbrikaten, persistierenden Schuppenblättern — Name von *ἀθροος* (gedrängt) und *ταξις* (Stellung) wegen den dichtgestellten Blätter. — Typische Art *A. selaginoides* Don. —

3 Arten in Berggegenden des westlichen Tasmanien; über die Unterschiede in den Zapfenschuppen vgl. oben. *A. selaginoides* Don, bis 18–15 m hoch, stark verzweigt; Zweige von den persistierenden Blättern bekleidet, Blätter bis etwa 1 cm lang, locker imbrikat, lederig, pfriemlich-lanzettlich, auf dem Rücken gekielt, herablaufend, Zapfen bis 2 cm im Durchmesser; Schuppen 7 mm lang, die aufgerichtete Spitze 5 mm lang. — *A. laxifolia* Hook., Blätter eiförmig-lanzettlich, leicht spreizend, ca. 6 mm lang, an der Spitze eingebogen, Zapfen ca. 1,5 cm dick. — *A. cupressoides* Don, Blätter klein, rhombisch-eiförmig, stumpf, anliegend, stumpf gekielt, Zapfen ca. 1 cm lang.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): Von den mit *Athrotaxis* verglichenen Fossilien dürfte *Athrotaxidium bilineatum* Menzel aus dem Tertiär Böhmens am ehesten hierher gehören, vielleicht auch *Athrotaxites Unger* Halle aus der Unteren Kreide von Patagonien.

**7. Taiwania** Hayata in Journ. Linn. Soc. XXXVII (1906) 330 (*Taiwanites* Hayata, nomen!).

**Wichtigste spezielle Literatur:** B. Hayata, On *Taiwania*, a new genus of Coniferae from the Island of Formosa, I. c. 330–332, T. 16; On *Taiwania* and its affinity to other genera, in Tokyo.

\*) Mir lag von den ♂ Blüten nur spärliches Material vor; bei einer Blüte von *A. cupressoides* fand ich an den unteren Staubblättern 3, an den oberen 2 Sporangien.

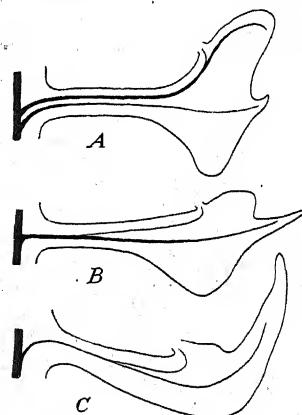


Fig. 187. *Athrotaxis*, Schnitte durch die Zapfenschuppen mit Gefäßbündelverlauf. A *A. cupressoides*. B *A. laxifolia*. C *A. selaginoides*. (Nach Eames, in Ann. of Bot. XXVII.)

Bot. Mag. XXI (1907) 21—27, T. 1; Icon. Pl. Formos. II (1912) 148—149. — O. Sorgier, Die systematische Stellung von *Taiwania cryptomerioides* Hayata, in Öst. Bot. Ztschr. LXXIV (1925) 81—102. —

Blüten monözisch? ♂ Blüten am Ende kurzer oder ganz verkürzter (oft nur wenige Schuppenblätter tragender) Zweiglein zu 5—7 wirselartig gedrängt (zwischen ihnen im Blütenzustand nur wenige kleine Schuppen des Achsenendes, Zweiglein dann wohl durchwachsend), einzeln in der Achsel von Schuppenblättern (Brakteen); Blütenwirbel zahlreich an den reichblütigen, stark weiter verzweigten Zweigen. Blüten am Grunde mit zwei häutigen, rundlich-eiförmigen Schuppenblättern, die zur Braktee transversal stehen, kurz gestielt; Stam. bis 15, Filament fadenförmig, von der Blütenachse senkrecht abstehend, Antherenschuppe aufgerichtet, rundlich-eiförmig, etwas gezähnelt, am unteren Rande neben dem Filament mit zwei (seltener 3—4) ellipsoidischen, freien, mit Längsriss aufspringenden Sporangien. ♀ Zapfen terminal, ellipsoidisch, klein; Schuppen dachig deckend, spiraling, lederig, zur Reifezeit etwas auseinandersperrend, persistierend, die unteren rundlich, die mittleren oben breit gerundet, mit kurzer, undeutlich abgesetzter Spitze, nach der Basis breit keilförmig verschmäler, die oberen schmäler etwa obovat, nach dem Grunde länger keilförmig verschmäler; samentragende Schuppen 12—20, die

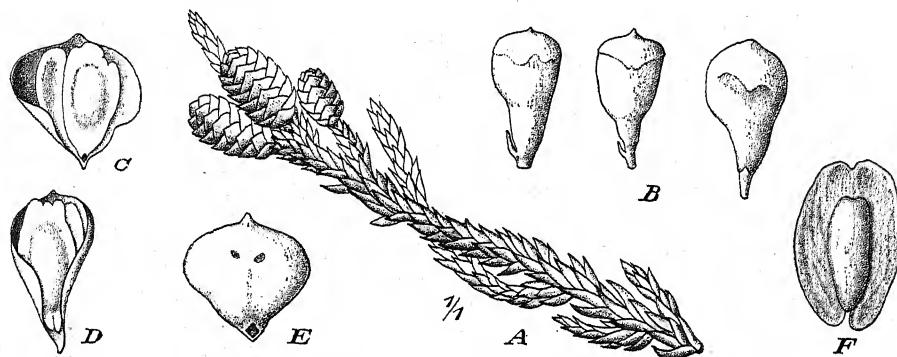


Fig. 188. *Taiwania cryptomerioides* Hayata. A Zweigstück mit Zapfen. B Obere Schuppen. C, D Zapfenschuppen mit zwei Samen, der eine ± hinter dem anderen verborgen. E Schuppe nach Abnahme der Samen. F Geflügelter Same. (Nach Tokyo Bot. Mag.; E. P. Nachtr. IV, p. 5.)

untersten ohne oder mit verkümmerten Samenanlagen; ferner am Ende des Zapfens eine Gruppe kleiner, engzusammenschließender, steriler Schuppen; Schuppe flach, ohne Andeutung einer Teilung in Deckschuppe und Fruchtschuppe; Samen zwei (ofters nur eine Samenanlage weiter entwickelt), rechts und links von der Mittellinie der Schuppe etwas oberhalb der Mitte derselben nur mit ihrer Basis befestigt, beim Abfall eine kleine Narbe zurücklassend, frei, umgewendet, mit der Mikropyle nach der Basis der Schuppe gerichtet, schmal, mit zwei häutigen, seitlichen, oben und unten ausgerandeten Flügeln, mit den Flügeln fast den oberen Rand der Schuppe erreichend; Embryo mit zwei Kotyledonen. — Hohe, dicht beblätterte Bäume mit abstehenden Ästen; Blätter spiraling inseriert, schuppenförmig bis nadelförmig, polymorph, herablaufend. — Name von Taiwan, der chinesischen Bezeichnung von Formosa. —

1 Art, *T. cryptomerioides* Hayata, in Bergwäldern von Formosa (Mt. Morrison) und Yünnan (2100—2400 m, nahe der tibetisch-birmanischen Grenze); hoher Baum (bis ca. 50 m), Stamm zuletzt bis zur halben Höhe astlos, Krone konisch oder zylindrisch; Blätter an jungen Exemplaren (auch in der unteren Region der älteren?) nadelförmig-linealisch, breit aufsitzend und herablaufend, von der Seite zusammengedrückt, oben und unten gekielt, 15 mm lang, in der oberen Region (besonders an blühenden Zweigen) schuppenförmig, dick, dreieckig-lanzettlich, an der Spitze eingekrümm, dreikantig, oberseits etwas konkav, an den Seitenflächen gefurcht und mit zahlreichen weißen Punkten der Spaltöffnungen neben dem Kiel, breit aufsitzend und herablaufend; Zapfen 14—20 mm lang.

8. *Cunninghamia* R. Br. ex Rich., Mém. Conif. (1826) 149, T. 18; Sieb. et Zuccar., Fl. Japon. II (1842) 5—10, T. 103, 104. (*Bellis* Salisb., in Trans. Linn. Soc. VIII [1807]

315\*); *Raxopitys* Senilis, Pinac. [1866] 97; *Ratopitys* Nels. ex Carr. Traité Conif. ed. II [1867] 227; *Jacularia* Rafin.). — Blüten monözisch. ♂ Blüten viele kopfig gehäuft am Zweigende; der Blütenstand geht aus einer dicken, von Knospenschuppen umhüllten Terminalknospe hervor, in der die Blütenanlagen von diesen Schuppenblättern völlig gedeckt sind; in der Mitte der Knospe die Anlage des sterilen Zweiges, der durch den

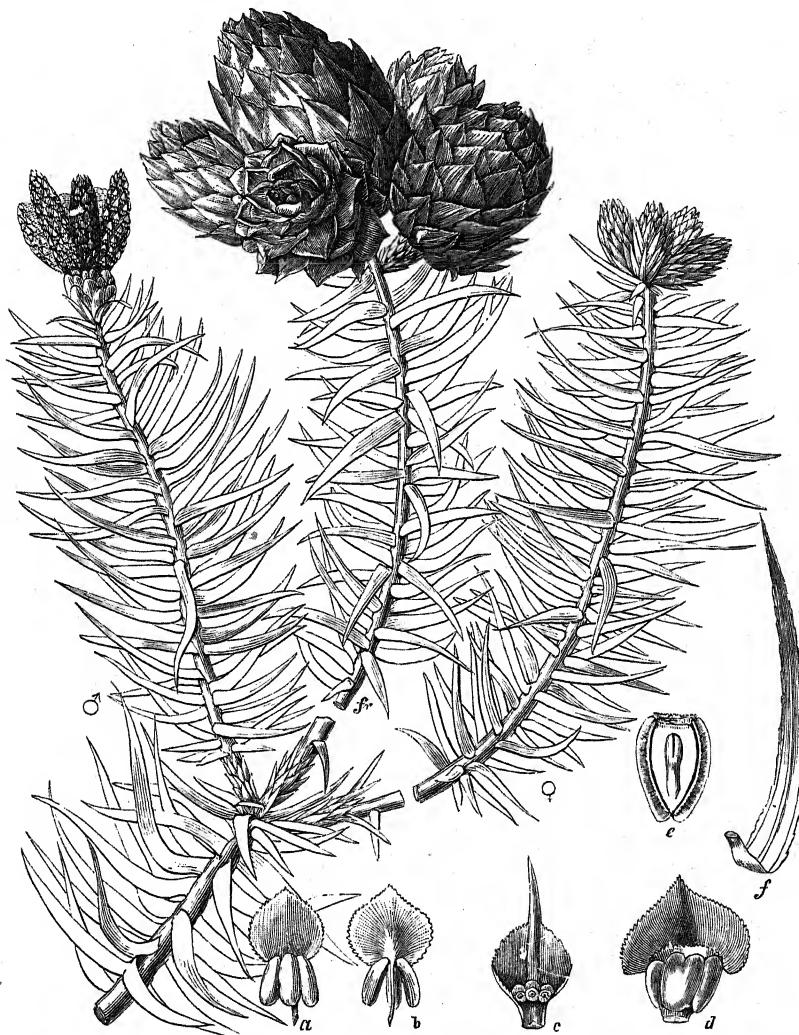


Fig. 189. *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. Links ♂, rechts ♀ Zweig, in der Mitte Fruchzweig. Nach Bot. Mag. T. 2743, Fl. Japon. T. 103, 104 und dem Leben, etwas unter nat. Größe. a, b Stam. c junges, d reifes Carp. e Same im Längsschnitt. f Blatt. (a—c nach Fl. Japon., d—f nach Bot. Mag. und der Natur; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 86.)

Blütenstand nach der Anthese hindurchwächst; die gedrängten, breiten, lederigen, scharf gespitzten Knospenschuppen bilden die Brakteen der Einzelblüten; am Grunde des Blütenstiels in der Achsel der Braktee stehen zunächst 3 sterile Schuppenblätter, von denen 2 transversal sind und eines der Braktee gegenüber steht, dann folgt ein kurzer

\*) Der spätere Name *Cunninghamia* bleibt gültig nach dem Ind. Nom. Gen. Conserv. in Verh. Intern. Bot. Kongr. Wien 1905.

nackter Stiel und dann der staubblattragende Teil der Rhachis; Stam. spiralig, Filament fadenförmig, Antherenschuppe rundlich-eiförmig, am Grunde mit drei ellipsoidischen, längsgeöffneten freien Sporangien. ♀ Blüte terminal oder mehrere subterminal, rundlich, am Grunde von verkürzten Blättern umgeben; Carp. zahlreich, am Grunde verschmälert, nach oben zu eiförmig, gespitzt, Fruchtschuppe dünn, dem Carp. angewachsen, nach oben zu einen freien, dreilappigen Rand bildend, Samenanlagen 3 am Grunde dieses Hautrandes angewachsen, frei, umgewendet, mit der Mikropyle nach der Basis des Carp. gerichtet. Zapfen im Blütejahr reifend, aber nach Abfall der Samen bleibend, schließlich leer abfällig, kuglig-eiförmig; Schuppen locker imbrikat, lederig, am Grunde verschmälert, nach oben zu dreieckig-herzförmig, Fruchtschuppe ungefähr in der Mitte der Schuppe als schmaler freier dreilappiger, querlaufender Rand oder als drei ± freie Schuppen sichtbar, an deren Grunde die Samen ansitzen; Samen frei, mit krustiger Schale, von einem schmalen Flügel umgeben; Kotyledonen zwei. — Bäume mit fast wirtelig gestellten Ästen; Blätter linealisch-sichelförmig. — Name nach James Cunningham, Chirurg im Dienste der englischen Compagnie um 1700.

2 Arten in China und auf Formosa. *C. lanceolata* (Lamb.) Hook. (*C. sinensis* R. Br.), in temperierten Teilen Chinas weit verbreitet, in Japan kultiviert, nach England 1804 durch W. Kerr eingeführt, in Deutschland nicht winterhart; meist kleinerer Baum, Krone schmal pyramidal, Blätter mehrere Jahre dauernd, lederig, starr, dicht spiralig gestellt, aber ± gescheitelt, 3–7 cm lang, linealisch-sichelförmig, verschmälert, spitz, am Grunde nicht verschmälert, herablaufend, fein gesägt, unterseits neben dem Nerven mit vielen Reihen von Spaltöffnungen, Zapfen 3–4 cm lang, Schuppen bis 2 cm lang. — Verwandt *C. Konishii* Hayata von Formosa, mächtiger Baum in Gemeinschaft mit der *Taiwania* wachsend, mit kürzeren, beiderseits blaugrünen Blättern und kleineren Zapfen.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): *Cunninghamiostrobus yubariensis* Stopes et Fuji aus der Kreide Japans ist der lebenden Art sehr ähnlich. Dagegen gehören die in der Kreide häufigen, als *Cunninghamites* Sternberg bezeichneten Zweige nicht hierher. [Vgl. Kräuse, Meded. Rijks Geol. Dienst 1 A (1922) 10.]

#### Nur fossil bekannte Taxodiaceae (R. Kräuse).

**Ceratostrobus** Velenovský, Gymn. böhm. Kreide (1885) 25. — Zapfen wie bei *Sequoia*, Schildchen der Schuppen aber rhombisch, mit einem stark verlängerten Schnabel, Blätter kurz, anliegend, an *S. Couttiae* erinnernd.

Zwei Arten in der Oberen Kreide Böhmens.

**Microlepidium** Velenovský, Rospr. Kr. Česk. Spol. 7 (1889) 11. — Zapfen klein, Zapfenschuppen holzig, am Rande gekerbt, von fast fächerförmiger Gestalt.

Cenoman von Böhmen, sehr an *Taxodium* erinnernd und wohl vielleicht zu den Taxodiaceen gehörend.

**Echinostrobus** Schimper, Traité Pal. vég. 2 (1872) (*Athrotaxites* Ung. z. T.). — Zapfen kugelig, am Ende kurzer Seitentriebe; die einzelnen Carp. auf dem Rücken mit kegelförmigem Höcker. — Äste ausgebreitet mit alternierenden, abstehenden Zweigen, an denen eiförmige, zugespitzte, herablaufende Blätter spiralig angeordnet sind.

Eine Art, *E. Sternbergi* Schimp., findet sich im Oberen Jura, z. B. von Solenhofen. Trotz äußerlicher Ähnlichkeit mit *Athrotaxis* dürfte eine engere Verwandtschaft zu dieser Gattung kaum bestehen.

**Geinitzia** Endlicher, Syn. Conif. (1847) 280. — Zapfen zylindrisch, nicht abfallend, im reifen Zustande mit horizontal abstehenden Carp. mit dickem Stiel und sechsseitiger, tiefgenabelter Außenfläche. Zweige alternierend, mit spiralig stehenden, dichtgedrängten, sichelförmig gekrümmten, schmalen Blättern.

Wurde mehrfach in der Jüngeren Kreide vom Nordrande der Alpen bis in das arktische Gebiet beobachtet; *G. cretacea* Unger in Niederösterreich; *G. formosa* Heer bei Quedlinburg; *G. hyperborea* Heer in Grönland. Ähnliche Formen Nordamerikas sind als *Eugeinitzia* Hollick et Jeffreys und *Pseudogeinitzia* Holl. et Jeffr. beschrieben worden [Mem. New York Bot. Gard. 3 (1909) 38 u. f.].

Über einige ausgestorbene Gattungen, die vielleicht zu den Taxodiaceen gehören, siehe S. 403.

# Cupressaceae

von

## R. Pilger.

Mit 26 Figuren.

*Cupressaceae* F. W. Neger, Die Nadelhölzer (Koniferen) und übrigen Gymnospermen (1907) 24 und 139, Sammlung Göschen Nr. 355.

**Wichtigste allgemeine Literatur:** Vgl. bei der Einleitung zu den Coniferen. Endlicher, *Coniferae Ordo I Cupressineae* (excl. *Taxodinae*), *Syn. Comif.* (1847) 3. — Parlatore, *Ordo Coniferae Tribus Abietinae Subtribus IV Cupresseae*, in DC. *Prodr. XVI*. 2 (1868) 366. — Benth. *Coniferae Tribus I Cupressineae*, in Benth. et Hook. f. *Gen. Pl. III* (1880) 421 u. 424. — Eichler, *Coniferae-Pinoideae-Cupressineae*, in E. P. I. *Aufl. II*: 1 (1887) 65 u. 91. — Engler, *Araucariaceae § Cupressineae*, *Syllab.* der Vorles. (1892) 62; *Pinaceae § Cupresseae*, 9. *Aufl.* (1924) 122. — Ascherson u. Graebner, *Pinaceae-Cupressoideae*, *Syn. Mitteleur. Fl. 2. Aufl.* I (1913) 279 u. 362. — A. Kramer, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und des anatomischen Baues der Fruchtblätter der Cupressineen und der Placenten der Abietineen, in *Flora LXVIII* (1885) 519—528, 544—568, T. 9. — O. Renner, Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*, in *Flora LXXXIII* (1903) 297—300; Über die weibliche Blüte von *Juniperus communis*, in *Flora LXXXVII* (1907) 421—430. — Bruno Kubart, Die weibliche Blüte von *Juniperus communis* L., in *Sitz.-Ber. K. Akad. Wissensch. Wien, math.-naturw. Kl. CXIV* Abt. 1 (1905) Sep. 29 S., 2. T. — A. Baye r, Zur Deutung der weiblichen Blüte der Cupressineen nebst Anmerkungen über *Cryptomeria*, in *Beih. Bot. Centralbl. XXIII. 1. Abt.* (1908) 27—44, T. 4. — A. Modry, Beiträge zur Morphologie der Kupressineenblüte, in 58. *Jahresber. k. k. Staats-Realschule im III. Bezirke (Landstraße)* in Wien (1909), 16 S., 1 T. —

**Merkmale.** Blüten monözisch oder diözisch, klein, einzeln terminal an kurzen Zweiglein oder einzeln axillär (nur bei *Arceuthos* die ♂ Blüten in axillären Gruppen), Sporophylle gegenständig oder in Dreierwirteln. Stam. mit kurzem Filament und breiter Antherenschuppe, die nur einseitig nach oben oder auch nach unten zu vom Filament aus schildförmig entwickelt ist; Sporangien (2—)3—6 ellipsoidisch, unter sich frei, am unteren Rande der Antherenschuppe oder vom unteren Teil des Schildes außen ± bedeckt. ♀ Sprößchen selten mit 1—3 terminalen Samenanlagen (*Juniperus*), meist mit ein bis mehreren Paaren oder Wirteln von Carp. oder carpellähnlichen sterilen Schuppen, Samenanlagen eine bis viele aufrecht am Grunde des Carp. Fruchtzapfen mit lederigen oder meist holzigen, bei *Juniperus* mit ± fleischigen Schuppen; Schuppen mit ± entwickeltem Auswuchs der Oberseite (Schuppenwulst), an der Frucht dachig deckend, oder klappig, oder schildförmig aneinander gedrückt, schließlich meist auseinanderweichend, bei *Juniperus* und *Arceuthos* dauernd miteinander vereint; Samen frei oder (nur bei *Arceuthos*) zu einem Steinkern vereint, ungeflügelt oder geflügelt, mit fester Schale; Kotyledonen meist 2, selten bis 5—6. — Niederliegende oder aufrechte, reich verzweigte Sträucher oder Bäume; Blätter dekussiert oder in Dreierwirteln, Jugendblätter nadelförmig, von Blattkissen abfallend, Folgeblätter seltener nadelförmig, meist klein schuppenförmig und am Zweiglein herablaufend, dichtgestellt, oft die Kantenblätter an den Zweiglein von den Flächenblättern verschieden.

**Vegetationsorgane.** Unter den C. finden sich Sträucher und Bäume; im allgemeinen überwiegen kleine und mittlere Formen (z. B. die meisten *Juniperus*-Arten, *Calitris*, *Cupressus*), doch erreichen eine Anzahl von Arten auch gewaltige Ausmaße; so wird *Juniperus procera* bis 40 m hoch, *Libocedrus decurrens* 50 m, *Fitzroya* 55 m, *Chamaecyparis Lawsoniana* bis über 60 m, *Thuja plicata* (*Th. gigantea*) bis 70 m. Oft wird eine schmale und dichte Krone ausgebildet (*Cypressen*-Form), doch wechselt das auch bei derselben Art; so sind von *Cupressus sempervirens* zwei Formen mit schmaler und breiter Krone bekannt. Strauchig entwickelt ohne durchlaufenden Hauptstamm sind besonders eine Anzahl Arten von *Juniperus*. *J. communis* ist dabei entweder aufrecht, von dichtem Wuchs oder niederliegend bis kriechend (var. *nana*), ebenso kriechen *J. conferta*, *J. prostrata*, *J. sabina*. Strauchige oder niedrig baumartige Formen sind oft nebeneinander bei den *Juniperus*-Arten entwickelt. Lang- und Kurzzweige sind morphologisch nicht scharf gegeneinander abgegrenzt; doch unterscheiden sich die Leittriebe, die die eigentliche Verzweigung bewirken, durch Länge, Dauer und längere Internodien von den kurzzweigähnlichen Zweiglein, mit denen die Seitentriebe überall reichlich verzweigt sind. Hervor-

zuheben ist, daß sich der Jahreszuwachs mehrfach verzweigen kann (verzweigter Jahrestrieb), was im Zusammenhang mit dem Fehlen beschuppter Laubknospen steht; hierin ist ein Gegensatz zu den einfachen Jahrestrieben der meisten Pinaceen (bei *Pinus* Verzweigung des Langtriebes mit Kurzzweigen im selben Jahr). Viele von den kurzen Zweiglein enden mit ♀ oder besonders zahlreich mit ♂ Blüten und wachsen dann nicht weiter. Die Zweige können allseitig gleichmäßig ausgebildet (häufig 4-kantig) und beblättert sein und dann auch nach allen Seiten Zweiglein hervorbringen, so die *Juniperus*-Arten mit Nadelblättern, *Libocedrus tetragona*, *Fitzroya*. Häufiger aber stehen die zahlreichen letzten Verzweigungen der Zweige in einer Ebene, die Zweige sind abgeflacht, das ganze System der Zweiglein ist fächerartig oder kann den Eindruck eines Fiederblattes hervorbringen (sehr ausgeprägt bei *Libocedrus*-Arten). Das hängt mit der Form der Schuppenblätter wesentlich zusammen, die an den Kanten der Zweige anders als an der Fläche gestaltet sind; die Kantenblätter sind ferner an der Ober- und Unterseite des Zweigsystems verschieden (vgl. unten bei »Blätter«), so daß dasselbe wie ein Blatt bifacial gebaut ist. Das in einer Ebene fallende System der Zweiglein ist dabei meist horizontal ausgebreitet, kann aber auch vertikal gerichtet sein (auffallend bei *Thuya orientalis*).

Nur selten werden beschuppte Laubknospen ausgebildet, in typischer Form nur bei *Arceuthos*, wo die eiförmigen Blattknospen starre, spitze Knospenschuppen besitzen; bei *Juniperus communis* ist ein Übergang zu beschuppten Knospen vorhanden, indem die Knospen von Nadeln bedeckt sind, die durch geringere Länge von den gewöhnlichen Nadelblättern abweichen. Sonst sind die Knospen nackt, die Vegetationsruhe wird nicht durch die Ausbildung von Niederblättern markiert, die die Anlage des neuen Triebes decken.

Die Laubblätter sind entweder kreuzgegenständig oder stehen in Dreierwirten.

Zunächst ist der Gegensatz zwischen den Jugendblättern und den Folgeblättern zu beachten. Die Jugendblätter, die auf die Kotyledonen folgen, sind immer nadelförmig und stehen allermeist in Dreierwirten, selten (z. B. *J. communis*) auch in Viererwirten. Sie gliedern sich an ihrer Basis vom Zweig ab, ohne ein Blattkissen zu hinterlassen (vgl. A. Da guillot, Sur les feuilles primordiales des Cupressinées, in Cptes, Rend. Acad. Sc. Paris 128 [1899] 256—259; R. H i c k e l, Graines et plantules des Conifères, in Bull. Soc. Dendrod. France [1911]). Über die Fixierung der Jugendformen (»*Retinospora*-Arten«) vgl. bei *Chamaecyparis*. Die Folgeblätter sind nur bei den Arten von *Juniperus* Sekt. *Oxycedrus* und einer Anzahl Arten von Sekt. *Sabina* nadelförmig, in Dreierwirbel gestellt, sonst sind sie im ausgesprochenen morphologischen Gegensatz zu den Jugendblättern klein schuppenförmig. Die Nadelblätter der erwähnten Formen sind auch relativ kurz, meist starr und oft stechend, gerade oder gekrümmt, sie lösen sich vom Zweig ab und laufen nicht an ihm herunter; die Spaltöffnungen befinden sich nur auf der Oberseite, und zwar ist nur ein Streifen mit Spaltöffnungen kenntlich (z. B. *Juniperus communis*) oder der Mittelnerv tritt etwas zwischen zwei Spaltöffnungsstreifen hervor. Die schuppenförmigen Folgeblätter, wie sie bei den meisten Arten ausgebildet werden, haben meist nur eine kleine freie Spitze; sie laufen, ohne sich nach der Basis stielförmig zu verschmälern, breit am Zweig herunter und bedecken diesen; sie werden daher auch nicht, wie die Blätter der Pinaceen, von Blattkissen abgegliedert, sondern sterben am Zweig ab und werden durch die Rindenbildung abgestoßen; oft decken sich die Schuppenblätter, die meist in dekussierten Paaren, selten in Dreierwirten stehen, stark; auf der Rückenseite (Unterseite) tritt ± eine ovale oder längliche Drüse hervor. Es ist zwischen zwei Typen zu unterscheiden; entweder sind bei rundlichen oder kantigen Zweiglein (vgl. oben) die Schuppenblätter alle gleichartig oder es sind bei abgeflachten Zweiglein verschiedene geförmte Kanten- und Flächenblätter vorhanden. Im erstenen Falle können die Schuppenblätter ± übereinanderfallen oder sich nur mit den Rändern berühren. Ziemlich starke Deckung der Blätter ist z. B. bei *Libocedrus tetragona* vorhanden; die Zweige sind vierkantig, die Blätter stehen in vier Reihen; sie sind alle gleich, dick, schmal eiförmig, stumpflich, oberseits konkav und bis auf den dicken Rand von Spaltöffnungsreihen silbergrau; ebenso decken sich die Blätter bei *Callitropsis*, wo sie in Viererwirten stehen. Bei *Fitzroya* haben die oblongen, abstehenden, deckenden Schuppenblätter die Spaltöffnungen in zwei silbergrauen Streifen auf der Unterseite. Bei *Cupressus* ist die Deckung der Schuppenblätter verschieden; bei *Cupressus sempervirens* decken die Blätter einander an den kurzen Seitenzweiglein, während an den Leittrieben der am Zweig herunterlaufende

Teil viel länger ist. Bei *Juniperus sabina* erreicht die Spitze des anliegenden Blattes gerade die Basis des darüberstehenden Blattes, so daß bei der schief rhombischen Gestalt der Blätter das Zweiglein wie gefeldert erscheint; Spaltöffnungen kommen nur auf der Oberseite (Innenseite) vor, die größtenteils angewachsen ist. Bei *J. phoenicea* deckt dagegen die Spitze des Blattes die Basis des darüberstehenden etwas. Bei *Callitris* haben die



Fig. 190. Zweiglein verschiedener Cupressaceae mit Schuppenblättern. — *A* *Juniperus sabina* L. — *B-C* *Juniperus phoenicea* L. *C* Längsschnitt durch den Zweig und das herablaufende Blatt mit Harzdrüse. — *D-E* *Fitzroya cupressoides* (Molina) Johnston. *E* Blatt von der Unterseite. — *F* *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters. — *G* *Cupressus sempervirens* L. — *H-K* *Thuja plicata* (L.) Sieb. et Zucc. *H* Zweig von oben. *J* Zweig von unten. *K* Querschnitt. — *L-O* *Thuja plicata* Don. *L* Zweig von oben. *M* Zweig von unten. *N*, *O* Längsschnitte in beiden Richtungen. — *P* *Chamaecyparis obtusa* Sieb. et Zucc. — *Q-R* *Libocedrus uvifera* (Don) Pilger. *R* Blatt von der Oberseite. — *S* *Libocedrus chilensis* (Don) Endl. — *T-U* *Libocedrus plumosa* (Don) Sargent. *T* Junger, *U* älterer Zweig. (Original.)

in Dreierwirten stehenden Blättchen nur eine ganz kleine freie Spitze, sie laufen aber lang am Zweiglein herunter, das durch die Blätter bedeckt und durch die Wirtel gegliedert wird; die herablaufenden Blatteile sind durch Furchen voneinander getrennt, und zwar sind sie entweder flach (das Zweiglein dann fast drehrund, nur fein schmal gefurcht) oder mit stumpfer Längskante und neben dieser jederseits mit  $\pm$  ausgeprägter Furche versehen.

Im zweiten Falle sind an den  $\pm$  abgeflachten Zweigen verschieden geformte Kanten und Flächenblätter zu unterscheiden; die Flächenblätter liegen breitlich den ab-

gefachten beiden Seiten des Zweigleins auf, die Kantenblätter sind  $\pm$  vom Rücken (von der Unterseite) her zusammengedrückt und umfassen die Zweigkanten; die Oberseite ist dabei dem Zweig größtenteils angewachsen, so daß von außen nur die beiden Teile der Unterseite (auf der Ober- und Unterseite des Zweigsystems) sichtbar sind. Die Oberseite und Unterseite des Systems der Zweiglein, dem also je eine Hälfte der Unterseite (Rückenseite) der Kantenblätter angehört, kann nun besonders in der Färbung durch die Anordnung der Spaltöffnungen verschieden sein. Nehmen wir als Beispiel *Thujopsis dolabrata*. Die Flächenblätter stoßen aneinander; sie sind spatelig, stumpflich und haben unterseits zwei schmale silbergraue Streifen neben dem Kiel; die Kantenblätter sind in den Paaren deutlich voneinander getrennt, stark zusammengedrückt, sichelförmig-lanzettlich und haben nur auf dem nach der Zweigunterseite gewandten Teil einen breiten silbergrauen Streifen; der Unterschied in der Färbung der Oberseite und Unterseite des Zweiges ist also auffallend. Ebenso ist bei *Thuja plicata* (im Gegensatz zu *Thuja occidentalis*) und bei *Chamaecyparis pisifera* die Oberseite und Unterseite des Zweiges verschieden. In den beiden erwähnten Fällen stoßen die Flächenblätter mit ihren Spitzen aneinander, bilden also eine fortlaufende Reihe; in anderen Fällen werden die kleinen Flächenblätter durch die von der Seite her aneinanderstoßenden Kantenblätter voneinander getrennt. Das ist z. B. bei *Libocedrus*-Arten der Fall, etwa *L. papuanus*; die Zweiglein sind stark zusammengedrückt, die kleinen Flächenblätter sind durch die lang zusammenstoßenden Kantenblätter weit voneinander getrennt, Spaltöffnungsstreifen sind nur auf der Zweigunterseite sichtbar. Hierher gehört auch *Chamaecyparis obtusa*, bei der die Flächenblätter durch einen kleinen Streifen der zusammenstoßenden Kantenblätter getrennt sind.

In anderen Fällen ist bei Verschiedenheit von Flächen- und Kantenblättern ein wesentlicher Unterschied zwischen Oberseite und Unterseite des Zweiges nicht gegeben. Auch dann kann die Deckung der Schuppenblätter wieder recht variieren. Bei *Libocedrus decurrens* (vgl. Fig. 206) laufen die Blätter schmal lang herab, die Flächenblätter sind in der Fläche des Zweiges bis zum Grunde zwischen den Kantenblättern sichtbar. Bei *Libocedrus chilensis* sind dagegen (ebenso wie bei der oben erwähnten Art *L. papuanus*) die kleinen fast quadratischen Flächenblätter durch die zusammenstoßenden Kantenblätter bedeutend getrennt, die Kantenblätter tragen (im Gegensatz zu *L. papuanus*) auf beiden Flächen ihrer Rückseite (Unterseite) Spaltöffnungsfurchen.

#### Anatomie der Vegetationsorgane.

**Literatur** vgl. bei *Pinaceae*. Ferner: W. Rushton, Structure of the Wood of Himalayan Junipers, in Journ. Linn. Soc. XLIII (1915) 1–13, T. 1. — P. Sinz, Bau, Wandlungen und Neubildungen der sekundären Rinde der Cupressinen, in Botan. Archiv VIII (1924) 40–63, T. 1–8. —

Bei den meist schuppenförmigen Blättern der C. ist eine deutliche Sonderung von Palissadengewebe und Schwammparenchym nicht vorhanden. Die Spaltöffnungen stehen auf der Oberseite oder auf der Unterseite oder auf beiden, und zwar fast überall regellos zerstreut, wobei oft die Mittelrippe frei bleibt. Das Blatt wird von einem Gefäßbündel durchzogen. Zwischen diesem und der unteren Epidermis liegt ein Harzgang oder eine Harzdrüse. Der Harzbehälter ist entweder oberflächlich und wird als Kiel der Blattunterseite (z. B. *Juniperus communis*) oder als Drüse (z. B. *Thuja occidentalis*) oder als dunkler grün erscheinende Furche (z. B. *Chamaecyparis nutkaensis*, *Cupressus*) bemerklich, oder er liegt unter dem Gefäßbündel, von der Oberhaut durch Parenchym getrennt. Ausnahmsweise kommen zwei seitliche akzessorische Harzbehälter vor (*Thuja occidentalis* usw.). Die kurzen Harzdrüsen entsprechen den Harzgängen länger gestreckter Blätter; tragen die Arten in der Jugend Nadelblätter, später Schuppenblätter, so haben die ersteren immer längere Harzgänge.

In der Anatomie des Stammes herrscht große Übereinstimmung mit den Taxodiaceen. Die Jahresringe sind schmal, das Spätholz nimmt in ihnen nur eine sehr schmale Zone ein. Harzgänge fehlen dem Stamm, dagegen sind parenchymatische Harzellen zerstreut, oft nur in geringer Zahl. Die Markstrahlen sind einreihig oder auch zweireihig; ihre verdickten Wände sind oft ungetüpfelt, doch kommen auch bei einer Reihe von Arten (*Thuja*, *Juniperus*, *Libocedrus*) einfache Tüpfel vor; die Kreuzungsfeldtüpfel haben im Spätholz eine ründliche Hofbegrenzung (oft schwach sichtbar) und einen schmal elliptischen, schräg bis steil schräg gerichteten Porus, im Frühholz wird der Porus breiter und horizontal.

In der primären Rinde finden sich Harzgänge, die mit denen der Blätter zusammenhängen; Steinzellen fehlen. Die Elemente der jungen sekundären Rinde sind sehr regel-

mäßig konzentrisch geschichtet; im Querschnitt treten Bastzellen in einzelnen tangentialen Reihen auf, denen jederseits eine Reihe Siebröhren anliegt; zwischen diesen liegt eine Reihe Parenchymzellen. Die Folge der Zellreihen ist also: Bastzellen, Siebröhren, Parenchym, Siebröhren, Bastzellen usw. Die radial hindurch verlaufenden Markstrahlen sind einreihig und niemals sklerotisiert. In den Membranen der Bastzellen und Parenchymzellen ist reichlich Kristallsand vorhanden.

Diese regelmäßige Folge der Zellelemente im jungen (»proterogenen« nach S in z) Gewebe der sekundären Rinde wird aber bald durch Neubildungen (»hysterogene Bildungen« nach S in z) gestört, die bei der zunehmenden Dicke des Zweiges und der tangentialen Dehnung auftreten und in keinem unmittelbaren Zusammenhang mit dem Cambium stehen. Die Lücken in der durch das Dickenwachstum tangential gestreckten Rinde hat ein Parenchymgewebe aus weitlumigen Zellen zu füllen, das durch allseitige Teilung aus den normalen Parenchymzellen der sekundären Rinde entsteht. Diese sind zylindrisch bis tonnenförmig, allmählich auf dem Querschnitt mehr in die Breite verzogen, die hysterogenen Zellen werden isodiametrisch, groß, die später gebildeten führen keine Stärke mehr. S in z denkt an die Funktion als Wassergewebe, so daß also dieses Gewebe nicht nur lückenfüllend wäre als Folgeerscheinung des Dickenwachstums, sondern auch von biologischer Bedeutung.

Das mechanische System wird natürlich hysterogen durch das Parenchym stark aufgelockert, in dünne Bänder und schließlich in einzelne Fasern aufgelöst, doch bewahrt es eine gewisse Festigkeit, indem die Fasern netzförmig verbunden bleiben und die Lücken von Parenchym ausgefüllt werden.

Bei schwacher Vergrößerung sind die hysterogenen Parenchymmassen auf Querschnitten als Keile kenntlich, deren Basis nach außen zu liegt und die spitz nach der inneren Rinde zu vordringen.

Harzgänge sind in der sekundären Rinde oft nur spärlich entwickelt, aber wohl überall vorhanden; sie sind hysterogener Natur und entstehen schizogen durch Auseinanderweichen von Parenchymzellen. Zwei benachbarte Parenchymbänder lösen sich von den dazwischen gelegenen Siebröhren los, erst nur auf eine tangentielle Strecke von wenigen Zellen, dann weiter fortschreitend über eine geringere oder beträchtlichere tangentielle Breite; das bereits quergeteilte Parenchym tritt in tangentielle Teilung und schafft so ein zweischichtiges Epithel. Der Harzgang, in den hinein von den Epithelzellen Harz ausgeschieden wird, erweitert sich radial und im Lumen des Behälters liegt das mittlere Bastfaserband des an der Gangbildung beteiligten Jahresringes. Während also die Entstehung schizogen ist, können wohl diese in der Lücke gelegenen Elemente der Auflösung verfallen, also später lysogene Vorgänge sich an der Ausbildung beteiligen. Die Gänge können sich längs weit durch die Rinde erstrecken. Auf dem Querschnitt bleiben sie z. B. bei *Juniperus sabina* nur schmal, bei anderen Arten aber verlängern sie sich horizontal bandförmig, so daß sie z. B. bei *Cupressus sempervirens* bis  $\frac{1}{6}$  des Kreisumfangs einnehmen können.

Das Periderm bleibt lange erhalten, die Zweige bleiben also lange glatt; es entsteht nicht unmittelbar unter der Epidermis, sondern etwas tiefer in der Rinde. Später bildet sich eine dünne, abblätternde Borken.

Der Bau der Wurzel ist ähnlich wie bei den Taxodiaceen. Die Wurzeln sind meist tetrarch. Die Verdickungsbänder in den äußeren Zellschichten sind stark entwickelt.

**Blütenverhältnisse.** Die Blüten der C. sind meistens monözisch, wobei oft ♂ und ♀ Blüten in unmittelbarer Nähe nebeneinander auftreten, seltener diözisch. So kommen bei *Juniperus* diözische Arten vor, wie *J. chinensis* oder *J. communis*. Doch finden sich bei *J. communis* auch monözische Exemplare, indem vorwiegend ♂ oder vorwiegend ♀ Exemplare auch Blüten des anderen Geschlechtes in geringer Zahl hervorbringen. *J. sabina* ist diözisch oder monözisch, gewöhnlich mit Überwiegen des einen Geschlechtes. Die Blütenbildung ist meist sehr reichlich.

Die ♂ Blüten sind klein, nur wenige Millimeter lang, oblong bis eiförmig oder zylindrisch, und bestehen aus mehreren Paaren oder Dreierwirten von Stam.; diese Stellung richtet sich nach der Stellung der vegetativen Blätter. Meist sind die Blüten an kurzen Zweiglein einzeln terminal, die Schuppenblätter der Zweige gehen ohne weiteres in die Stam. über. Bei *Callitris* stehen die Blüten gewöhnlich nicht einzeln, sondern die Zweiglein tragen unter der Endblüte seitlich mehrere axilläre.

Bei *Libocedrus*-Arten (*L. macrolepis*), bei denen die sterilen Zweiglein abgeflacht sind, sind die Zweiglein, die am Ende ♂ oder ♀ Blüten tragen, rundlich und mit kleineren, breiteren, gedrängten gleichmäßigen Schuppenblättern bedeckt. Bei *Juniperus* Sekt. *Oxycedrus* sind die ♂ Blüten einzeln axillär, d. h. der Kurztrichter der ♂ Blüte trägt nur einige gedrängte Schuppenblätter, die von denen der sterilen Zweige verschieden sind; sie umgeben die Basis der Blüte. Bei *Arceuthos* sind die Blüten in der Knospe von harten Knospenschuppen völlig umhüllt, und zwar gemeinsam zu mehreren in einer Knospe (vgl. die Gattungsbeschreibung).

Die Sporophylle gehen von bilateraler Blattform in Schildform über. Bei *Juniperus communis* z. B. ist ein kurzer Stiel vorhanden, der in eine breite aufgerichtete Antherenschuppe übergeht; diese trägt am unteren Rande neben dem Stiel mehrere unter sich freie elliptische Sporangien, die nach unten zu frei herausragen. Nun wird bei den meisten Arten der *C.* die Antherenschuppe über das Ende des Stiels hinaus nach unten zu verlängert, so daß ein hypopeltates Schildblatt entsteht, daß ± einseitig ist, indem der obere Teil über dem Stiel meist länger ist und sich nach oben zu verschmälert, während der untere Teil breit gerundet oder mehr abgestutzt ist. Durch den unteren Teil des Schildes werden die jungen Sporangien bei der freien Stellung der Blüte geschützt; man kann die hypopeltate Form als Fortbildung aus der bilateralen auffassen (Näheres darüber vgl. in der Einleitung S. 156). Eine verhältnismäßig primitive Form hat z. B. *Juniperus rigida*; die Antherenschuppe ist dreieckig-spitzlich und nicht nach unten zu über den Stiel hinaus verlängert (ebenso wie *J. communis* und *Chamaecyparis pisifera*, bei welcher Art die Schuppe rundlich ist). Bei *J. sabina* ist dagegen der ganze Schild fast kreisförmig, nach oben zu nur wenig verschmälert, und dabei wenig exzentrisch, der untere Teil also sehr lang; ähnlich *Thuja occidentalis*. Bei *Thujopsis dolabrata* ist der fast kreisförmige Schild stärker exzentrisch, der untere Teil kürzer. Bei *Libocedrus decurrens* ist die schildförmige Schuppe rundlich-eiförmig, nach oben zu spitzlich, der untere Teil ca.  $\frac{1}{3}$  so lang als der obere. Bei *Widdringtonia cupressoides* ist die Schuppe breit gerundet, hat aber eine dreieckige ± abgesetzte Spitze, die Sporangien sehen noch etwas über den unteren Rand der Schuppe hervor; bei *Tetraclinis* und bei *Callitris*-Arten deckt die breit gerundete Schuppe mit ihrem unteren Teil die Sporangien vollständig.

Die Zahl der Sporangien beträgt (2—)3—6 (—7); häufig ist die Zahl der Sporangien an den oberen Stam. geringer als an den unteren; so sind bei *Juniperus communis* an den Stam. des zweitobersten Wirtels nur zwei Sporangien ausgebildet und am Gipfel der Blüte stehen unter völliger Reduktion der Antherenschuppe einzelne gestielte Sporangien. Die Sporangien springen nach innen mit einem breiten Riß oder mit einem breiten lochartigen Spalt auf. Die Pollenkörner haben keine Flugblasen.

Wei bliche Blüte und Frucht. Die Stellung der ♀ Blüten ist ähnlich wie die der ♂, sie sind meist an kurzen Zweigen terminal. Ihre Zahl ist oft eine sehr große, wenn auch nicht in dem Maße, wie es bei den ♂ der Fall ist. Bei *Juniperus* Sect. *Oxycedrus* sind die Blüten einzeln axillär, d. h. sie stellen kleine Sprößchen dar, die am Grunde von sterilen Schuppen umgeben sind, die in ihrer Form völlig von den Laubblättern abweichen. Auch bei *Arceuthos* sind (im Gegensatz zu den ♂ Blüten bei dieser Gattung) die ♀ Blüten einzeln axillär; das Sprößchen beginnt mit zwei transversalen Schuppenblättern, die von den folgenden Quirlen eiförmiger, spitzer Schuppenblätter etwas abgerückt sein können.

Die wichtigsten Merkmale der ♀ Blüten bei den *C.* sind folgende. In ganz jungen Stadien sind die Carp. deutlich einfach (es ist keine Scheidung von Deck- und Fruchtschuppe vorhanden), allmählich entwickelt sich ein Schuppenwulst, durch dessen verschiedenartige Ausbildung besonders die mannigfache Zapfenform bedingt wird. Die Carp. stehen in Paaren oder in Dreierwirteln, meist sind in ihrer unmittelbaren Nähe carpellartige Blätter ohne Samenanlagen vorhanden, die ± an der Zapfenbildung teilnehmen. Die Samenanlagen stehen aufrecht einzeln bis viele am Grunde der Carp., selten (*Juniperus* Sect. *Oxycedrus*, einzelne Arten von *J. Sect. Sabina*) terminal am Sprößchen. Die Mikropyle ist breit geöffnet, nach der Bestäubung wird sie geschlossen; der Nucellus ist vom Integument frei.

Der Verschluß der Mikropyle erfolgt durch starkes Auswachsen der inneren Zellreihen des Integumentes über dem Nucellus; hierin verhalten sich wohl die meisten Arten der *C.* gleich, für *Widdringtonia cupressoides* gibt Paxton an, daß der Kanal wohl stark verengt wird, daß aber doch kein völliger Verschluß erfolgt. Für einige Arten (*Juniperus*)

wird angegeben, daß zur Zeit der Bestäubung die Zellen am Nucellusgipfel degenerieren und zusammenfallen, so daß eine schüsselförmige Einsenkung entsteht, in der die Pollenkörper liegen; wie weit diese Erscheinung in der Familie verbreitet ist, ist nicht bekannt.

Sehen wir zunächst von den Formen mit terminalen Samenanlagen ab (vgl. S. 371), so haben wir in der Blüte deutlich entwickelte Carp. (Megasporophylle) mit basalen aufrechten Samenanlagen. Die Zahl der Carp. in der kleinen Blüte ist nur gering (nur 2 bei *Libocedrus* und *Diselma*, 3 in einem Wirtel bei *Fitzroya*). Sehr schwankend ist die Zahl der Samenanlagen am einzelnen Carp., am größten bei *Cupressus*-Arten (bis 20), dann bei *Callitris* (bis 15); bei *Juniperus* Sect. *Sabina* tragen die Carp. meist 2, aber bei einzelnen Arten auch bis 6 (bis 10) Samenanlagen, bei *Chamaecyparis* 2—4, bei *Tetraclinis* und *Fitzroya* 3, bei *Thuja* 1—3, bei *Actinostrobus*, *Diselma*, *Libocedrus*, *Fokienia* 2, bei *Arceuthos* 1 Samenanlage. Ofters ist die Zahl der Samenanlagen nicht konstant; bei *Juniperus sabina* z. B. sind normal zwei Carp. mit je 2 Samenanlagen vorhanden, doch können von den vier Samenanlagen 1—2 ausfallen. Für *J. phoenicea* seien (nach Herbarexemplaren) für eine Anzahl von Blüten die Zahlen der Carp. und der Samenanlagen angegeben: 1. 2 Paar Carp., das untere mit 2 und 1 (in der Mitte vor der Schuppe stehender), das obere mit 2 und 2 Samenanlagen, im ganzen 7; 2. 2 Paar Carp., vom unteren eines steril, eines mit 2 Samenanlagen, das obere mit 2 und 2 Samenanlagen, im ganzen 6; so zweimal; 3. 2 Paar Carp., das untere mit 2 und 2, das obere mit 1 und 1 Samenanlagen, im ganzen 6; 4. 3 Paar Carp., das untere mit 2 und 2, das mittlere mit 2 und 1, das obere mit 1 und 1 Samenanlagen, im ganzen 9. Bei *J. chinensis* zeigten (bei einem Herbarexemplar aus China) vier Blüten eines Zweiges folgende Stellungen der Samenanlagen: 1. 2 Paar carpellförmiger Schuppen (die am Aufbau der Frucht teilnehmen), unteres Paar mit 2 und 2 Samenanlagen, oberes steril, zweimal; 2. 3 Paar Schuppen, das mittlere fertil, mit 2 und 1 Samenanlage (letztere seitlich am Carp.); 3. 2 Paar Schuppen, vom unteren Paar eine steril, die andere mit 2 Samenanlagen, oberes Paar steril. Über die bei *Thuja*-Arten vorkommenden Variationen sind die Angaben im systematischen Teil zu vergleichen.

Der kleine Blütenzapfen ist oft nicht deutlich gegen den sterilen Teil des Zweigleins abgegrenzt, an dessen Ende er steht. Es treten dann Schuppen auf, die in ihrer Form sich den Carp. annähern, auch einen Schuppenwulst  $\pm$  stark hervortreten lassen und auch an der Zapfenbildung teilnehmen können. Ebenso sind in der fertilen Region oft einzelne carpellförmige Schuppen steril oder der Blütenzapfen wird über den Carp. mit  $\pm$  reduzierten sterilen Schuppen fortgesetzt, die die sogenannte Columella bilden. Schärfer abgegrenzt ist die Blüte z. B. bei *Cupressus*, *Callitris* oder *Fitzroya*. Bei *Actinostrobus* sind dagegen die sechs Carp. von zahlreichen sterilen Schuppen in Dreierwirten umgeben, die nach oben zu immer größer werden (näheres bei der Gattungsbeschreibung); auch bei *Arceuthos* sind die 3 obersten Schuppen, die Carp. bilden, von mehreren Quirlen ihnen in der Form angenäherter steriler Schuppen umgeben, die auch an der Frucht Anteil nehmen; das gleiche gilt oft für einen unteren Quirl bei *Juniperus* Sect. *Sabina*. Bei *Fitzroya* stehen unter den 3 Carp. 3 sterile kleinere Schuppen, die einen schwächer ausgebildeten Schuppenwulst haben. Auch bei *Thuja* und *Libocedrus* sind die unteren, kürzeren, am Zapfen teilnehmenden Schuppen steril.

Die oberhalb der Carp. auftretenden Schuppen können diesen noch ähneln oder auch stark modifiziert sein; sie verschmelzen oft zu einem  $\pm$  einheitlichen Gebilde, der Columella. Bei *Tetraclinis* ist oberhalb der Carp. die Achse nicht fortgesetzt, sterile Schuppen oder eine Columella fehlen also, die Ansatzstellen der Samen bedecken in der Frucht den ganzen Raum zwischen den ausgebreiteten Carp. Bei *Thuja orientalis* können die beiden Schuppen des obersten sterilen Paars miteinander verwachsen sein, ihre Enden sind dann zurückgekrümmt, ohne daß ein Schuppenwulst ausgebildet wird; oder aber diese kleineren Schuppen sind völlig voneinander frei und zeigen eine schwache Ausbildung des Schuppenwulstes. Bei *Thuja occidentalis* können 1—2 sterile Schuppenpaare über den Carp. auftreten; sind 2 Paare vorhanden, so sind die Schuppen des unteren Paars schmal lanzettlich, von der Seite zusammengedrückt, im unteren Teil verwachsen, die des oberen Paars bilden zwischen ihnen hervortretend eine einheitliche, pfriemliche Columella. Bei *Thuja plicata* bilden gewöhnlich 2 Paare von Schuppen eine keilförmige längere Columella; die Zusammensetzung aus 4 Schuppen läßt sich noch durch die Zähnelung an der Spitze erkennen, oder es lassen sich auch noch die schmalen langgestreckten Schuppen des unteren Paars von einem zwischen ihnen stehenden pfriemlichen, oben zweizähnigen

Gebilde trennen, das aus der Verwachsung der reduzierten Schuppen des obersten Paars entstanden ist. Selten sind die unteren Schuppen fertil und nur das obere Paar bildet die Columella. Bei *Thujopsis* sind die beiden obersten Schuppen in eine abgeflachte dicke, in der Fläche keilförmige Columella verwachsen, deren freie Spitzen hörnchenförmig, einwärts gekrümmt sind. Bei *Libocedrus* Sect. *Heideria* sind über den beiden Carp. zwei Schuppenpaare zu einer flachen Platte vereint (vgl. näheres im systematischen Teil), während bei Sect. *Eulibocedrus* über den Carp. nur ein kleiner harzreicher zylindrischer Achsenfortsatz als Rudiment eines Schuppenpaares sich findet. In der Blüte von *Fitzroya* sind über den Carp. drei kleine pfriemliche oder keulige stark harzhaltige, trocken glasige Körper vorhanden, die einen modifizierten Schuppenwirbel darstellen; bei *Dieselma* findet sich an ihrer Stelle ein einheitlicher kleiner ovaler, dicklicher Körper, oder dieser ist ± gespalten und erweist so seine Zusammensetzung aus zwei Schuppen entsprechend der zweizähligen Blüte. Bei *Callitris* ist im Zentrum des Zapfens eine einfache kegelige oder gelappte, kurze oder längere Columella vorhanden. Auch bei *Juniperus* kommen in der Blüte kleine sterile Schuppen über den Carp. vor; so sind bei *J. phoenicea* zwei kleine, dickliche, fast zylindrische oder lanzettliche Schuppen vorhanden oder diese verwachsen zu einem breiten, flachen Gebilde mit 2 hörnchenförmigen Spitzen; an dieser Verwachsung

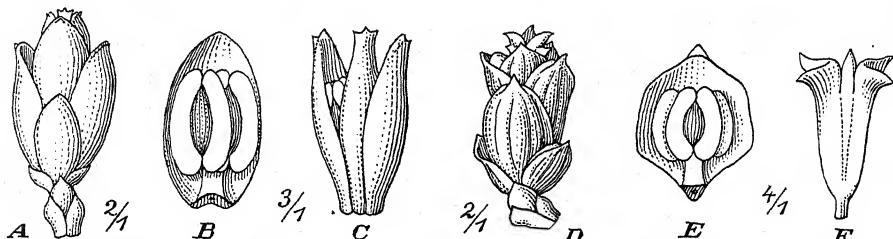


Fig. 191. *Thuja*. A-C *Th. occidentalis* L. A Fruchtzapfen. B Carp. mit Samen. C Die beiden obersten Schuppen und Columella. — D-F *Th. plicata* Don. D Fruchtzapfen. E Carp. mit Samen. F Columella. (Original.)

kann in der Mitte auch noch ein kleiner fleischiger Körper teilnehmen, der die Andeutung eines neuen Paars darstellt.

Von besonderer Bedeutung für die Gestaltung des älteren Blütenzapfens und des Fruchtzapfens ist die Ausbildung des Schuppenwulstes, die eine sehr verschiedene sein kann. Es muß zunächst hervorgehoben werden, daß in jungen Stadien stets deutlich einfache Schuppenblätter, Carp., vorhanden sind, an denen sich dann im oberen Teil der Schuppenwulst erhebt. Zur Zeit der Bestäubung ist die Differenzierung der dicht übereinanderstehenden Carp. in der kleinen Blüte noch gering und diese sind ± flach ausgebretet, so daß die Mündung der Mikropyle an den aufrechten Samenanlagen, an der ein Bestäubungstropfen hervortritt, frei liegt. Bald nach der Bestäubung werden die basalen Samenanlagen durch die kräftige Entwicklung des Wulstes überwältigt und so zum Schutze bis zur Reife verborgen. Dann weichen am Zapfen die Schuppen (mit Ausnahme von *Juniperus*) wieder auseinander und exponieren die Samen. Nur bei *Dieselma* behält, soweit ich nach dem mir vorliegenden Herbarmaterial urteilen kann, die Carpellschuppe ihre Form dauernd ohne Herausbildung eines Schuppenwulstes bei. Die Blüte ist hier terminal, das oberste Schuppenblattpaar des Zweigleins ist etwas vergrößert. Dann folgen die beiden Blattpaare der Blüte; nur die Schuppen des oberen Paars sind Carp. mit je zwei Samenanlagen; sie sind breit elliptisch, während die Schuppen des unteren Paars rundlich-eiförmig, nach oben zu etwas verschmälert sind. Die Schuppen einer jungen Frucht, deren Samen schon die Flügel entwickelt haben, behalten diese Gestalt, ohne daß durch einen Schuppenwulst die Spitze auf den Rücken der Zapfenschuppe herabgedrückt wird; sie sind etwa 1,5 mm lang, lederig, im unteren Teil dicker als im oberen.

Die Entwicklung des Schuppenwulstes in jüngsten und fortgeschrittenen Stadien wurde an einigen Formen von Kramer verfolgt. Bei *Thuja occidentalis* werden die ♀ Blüten mit den Samenanlagen im Herbst angelegt. Die Carp. besitzen ganz den Charakter eines vegetativen Blattes und werden wie dieses von einem Gefäßbündel durchzogen. Das bleibt so bis zum nächsten Frühjahr. Dann vergrößert sich das Carp. und

zugleich, noch vor der Bestäubung, zeigt sich ein Querwulst auf der Innenseite etwas oberhalb der Mitte, der allmählich heranwächst. Um Mitte Mai steht die Spitze des Carp. und das Ende des von ihm gebildeten Wulstes ziemlich auf der gleichen Höhe. Nun bilden sich auch neue Gefäßbündel heraus, die nach dem Wulst führen, der stärkerer Ernährung bedarf, und zwar sind 7—9 (bei *Th. plicata* bis gegen 20) Bündel mit umgekehrtem Xylem zu beiden Seiten des ursprünglichen vorhanden. »Neben der allgemeinen Größenzunahme des Fruchtblattes und Ausbildung des Wulstes ist noch ein verstärktes Wachstum auf der Unterseite des Blattes in der Nähe der Basis zu konstatieren. Hierdurch geschieht es, dass die Fruchtblätter nach Befruchtung der Eichen an einander gepresst werden und eine eigenthümliche Art der Vereinigung derselben unter sich dadurch entsteht, dass die sich gegenüberliegenden Epidermiszellen papillöse Fortsätze treiben, welche in einander greifen und alsdann an ihren Enden kugel- bis keulenförmig anschwellen.«

Hiernach berechtigt nichts zu der öfters vertretenen Anschauung, daß bei den *C.* Deckschuppe und Fruchtschuppe miteinander »verwachsen« seien, eine Anschauung, die von den Verhältnissen bei den Pinaceen ausgeht und diese auf die *C.* überträgt. Weder ist ontogenetisch eine Verwachsung nachzuweisen, noch braucht diese in der Phylogenetese vorausgesetzt zu werden; die einzige Stütze für die Annahme kann im Gefäßbündelverlauf gesehen werden, doch handelt es sich hier um eine ebeniswohl für die Fruchtschuppe wie für den Schuppenwulst bei der starken Entwicklung der Gewebe notwendige Nahrungsversorgung, die morphologisch ohne Bedeutung ist.

Bei *Thuja orientalis* zeigt sich die erste Andeutung des Schuppenwulstes im Frühjahr etwas unterhalb der Blattmitte. Durch seine Größenzunahme wird die Carpellspitze nach außen gebogen. »Ist dies geschehen, so beginnt bald unterhalb derjenigen Region, welche die Krümmung der Blattspitze hervorgebracht hat, eine energische Zellbildung, welche, in vertikaler Richtung zur Blattfläche fortschreitend, den eigentlichen und fortan bleibenden Wulst auf dem Fruchtblatt zu Stande bringt.«

Auch bei *Chamaecyparis* und *Cupressus*, bei welchen Gattungen später das Carp. zur Schildform übergeht, sind die ersten Stadien der Entwicklung des Schuppenwulstes mit denen von *Thuja occidentalis* zu vergleichen. Im Frühjahr macht sich z. B. bei *Ch. Lawsoniana* der Schuppenwulst ebenfalls durch eine leichte Aufwölbung der Carpelloberseite bemerklich, die sich bald vergrößert. Daneben ist aber eine »ebenso beträchtliche Anschwellung auf der Unterseite, in der Nähe der Basis zu konstatieren. Die Entstehung dieser ist der schon geschilderten ganz ähnlich, nur machen sich in dem sonst kleinzelligen Gewebe schon frühzeitig weite Harzgänge bemerkbar, welche zur Vergrößerung des Wulstes beitragen. Da aber diese Veränderungen nicht allein in der Medianlinie des Fruchtblattes, sondern auch zu beiden Seiten derselben auftreten, so erklärt es sich, dass durch eine derartige Entwicklung das Fruchtblatt nach allen Richtungen hin ungemein anschwillt. Erwägt man nun, dass mit der Zeit diese Anschwellungen immer beträchtlicher werden und dieselben zugleich an sämtlichen Fruchtblättern erscheinen, so erhellt, dass sich die letzteren bald gegenseitig in ihrem Wachstum hemmen und formbildend auf einander einwirken werden. Durch eine solche Entwicklung geschieht es daher, dass das Fruchtblatt, von aussen betrachtet, bald eine fünfseitige Gestalt annimmt, auf deren Mitte sich die ehemalige Blattspitze als ein kleiner Vorsprung erhebt.«

Damit ist schon der Übergang zum Zapfenstadium beschrieben, auf das jetzt noch etwas näher eingegangen sei. Die Zapfen der *C.* sind klein, da nur immer wenige Schuppen an ihrem Aufbau teilnehmen; die größten Formen finden sich bei *Cupressus*- und *Callitris*-Arten. Die Schuppen werden lederig oder meist holzig, seltener werden sie einigermaßen fleischig oder lederig-fleischig. So sind sie lange bei *Thuja orientalis* etwas fleischig, von bläulichgrüner Farbe, schließlich aber trocknen sie fast holzig aus. Dauernd fleischig oder lederig-fleischig bleiben sie bei *Arceuthos* und *Juniperus*, wobei auch sterile Schuppen unterhalb der Carp. sich verdickend am Zapfen teilnehmen; die Konsistenz des Fruchtfleisches ist recht verschieden, es kann trockner und faserig oder weicher und sehr harzreich sein.

Stets legen sich die Schuppen so aneinander, dass die jungen Samen bedeckt und eingeschlossen werden. Nach der weiteren Entwicklungsform des Carp. und besonders des Schuppenwulstes ergeben sich vier verschiedene Zapfentypen: 1. Die Zapfenschuppen greifen sich teilweise deckend übereinander, 2. die Zapfenschuppen legen sich klappig in einer Ebene aneinander; zwischen beiden Formen kommen Übergänge vor; 3. die Zapfen-

schuppen legen sich schildförmig aneinander; 4. die Zapfenschuppen verwachsen zu einem Beeren- oder Steinzapfen. Der erste Fall liegt bei *Thuja* vor; der Zapfen ist schlank, aus relativ schmalen, etwa oblongen Schuppen aufgebaut, die übereinander fallen und fest aneinanderliegend die jungen Samen einschließen; bei der Reife sperren sie von oben her auseinander. Bei Sect. *Euthuja* vergrößert sich die Schuppe im ganzen, der Schuppenwulst tritt nicht auffallend hervor, sondern bildet nur, von der Carpellspitze durch eine flache Einsenkung getrennt, einen schmalen Rand in gleicher Höhe mit dieser. Bei *Thuja occidentalis* ist das untere (sterile oder fertile) Schuppenpaar fast so lang wie der ganze Zapfen, die oberen Paare ragen also nur wenig über dasselbe hinaus, am Grunde kann noch ein kleines, aber den Laubblättern gegenüber stark vergrößertes Schuppenpaar am Zapfen teilnehmen; bei *Th. plicata* sind die oberen Schuppenpaare länger als die unteren, das unterste ist etwa halb so lang als der Zapfen. Stärker ist die Ausprägung des Schuppenwulstes bei Sect. *Biota*; bei *Th. orientalis* wird dadurch die Spitze der dicken Schuppe stark nach außen gedrückt.

Geringer ist die Deckung etwa bei *Thujopsis* und *Fitzroya*, doch ist zu bemerken, daß die Carp. oder carpellähnlichen Schuppen nicht wie bei *Callitris* usw. in einem Wirtel klappig aneinander liegen, sondern in den Wirteln abwechselnd übereinander stehen. Bei *Fitzroya patagonica* ist noch in älteren Stadien der ♀ Blüte, wenn die Samenanlagen schon stark entwickelt sind und Flügel besitzen, das fleischige, rundlich eiförmige, nach der Spitze verschmälerte Carp. mit seiner Spitze aufrecht, doch verläuft quer oberhalb der Samenanlagen ein fleischiger Wulst. Erst später erhebt sich der Wulst breit gerundet über die Carpellspitze in der Weise, daß die Schuppe von innen gesehen gleichmäßig obovat erscheint, während außen die Carpellspitze unterhalb des gerundeten oberen Randes zu sehen ist. Die unterhalb der Carp. stehenden drei sterilen carpellähnlichen Schuppen sind kleiner, der gerundete dicke Schuppenwulst ragt nur wenig über die Carpellspitze hinweg. Über den Schuppenwulst bei *Libocedrus* vgl. die Beschreibung der Gattung. Eigenartig ist die Entwicklung der ziemlich zahlreichen Zapfenschuppen bei *Fokienia*; die dicken Schuppen sind von außen gesehen schildförmig, so daß ein Übergang zur *Cupressus*-Form vorliegt; doch verschmälern sich die Schuppen vom Schildchen aus nach ihrer Basis gleichmäßig keilförmig und sperren weit auseinander.

Bei einer Reihe von Gattungen ordnen sich bei der Entwicklung des Fruchtzapfens die Carp. und die carpellähnlichen sterilen Schuppen in der Weise an, daß sie kranzförmig ungefähr in gleicher Höhe in einer Ebene stehen und sich auch mit den Rändern nicht decken, sondern völlig klappig aneinanderschließen; gewöhnlich weichen sie dann bei der Reife weit klappig auseinander. Bei *Actinostrobus* sind auch am Fruchtzapfen die sechs gewirbelten klappigen Carp. noch von abwechselnden Dreierwirteln kleinerer steriler Schuppen umgeben (vgl. Gattungsbeschreibung), bei *Callitris* und Verwandten hebt sich der 3—6-klappige Zapfen scharf von der sterilen Region des Zweiges ab. Über die Entwicklung des Schuppenwulstes bei *Tetraclinis* und *Callitris* vgl. die Gattungsbeschreibung. Die Schuppen werden bei der Reife holzig und vergrößern sich stark; bei *Callitris* sind die aus dem unteren Wirtel hervorgegangenen meist etwas kleiner und schmäler. Die Spitze des Carp. wird durch den Schuppenwulst ± auf den Rücken der Schuppe am Zapfen herabgerückt.

Bei *Cupressus* und *Chamaecyparis* wird, wie schon oben erwähnt, nicht nur durch die Entwicklung des Schuppenwulstes die Carpellspitze herabgerückt, sondern die Carp. wachsen auch an der Basis und den Seiten aus. Da die gedrängt stehenden Carpellpaare die Internodien nicht entsprechend verlängern, müssen die Carp. vom Zentrum des Zapfens aus sich nach allen Seiten richten und der Zapfen gewinnt so kugelige Gestalt. Die Schuppen hemmen sich gegenseitig in ihrem Wachstum und werden schließlich fest aneinanderschließend schildförmig; in der Mitte des Schildes erhebt sich als kleiner Muco die Carpellspitze. Von den außen sichtbaren, dicken und holzigen Schildern aus verschmälern sich die Schuppen nach dem Zentrum zu stielartig.

In allen beschriebenen Fällen sind die Zapfenschuppen trocken und meist holzig; der Zapfen öffnet sich schließlich durch Auseinanderweichen der Schuppen, die Samen können ausfallen. Bei *Arceuthos* und *Juniperus* dagegen bleibt der Zapfen unter völliger Vereinigung der lederig-fleischigen bis fleischigen Schuppen dauernd geschlossen und fällt im ganzen mit dem Samen ab. Während bei *Juniperus* die hartschaligen Samen im Inneren des Zapfens voneinander frei sind, also ein Beerenzapfen vorliegt, entsteht bei *Arceuthos*

eine Art Steinzapfen, indem die Samen zu einem knochenharten Gebilde verwachsen (vgl. Gattungsbeschreibung).

Der Schuppenwulst entsteht bei *Juniperus* oberhalb der Samenanlagen und bedeckt diese, sich schnell vergrößernd; wenn die Schuppenwülste sich berühren, so verwachsen sie durch Bildung von Papillen an den Epidermiszellen, die ineinandergreifen.

Eine Anzahl von *Juniperus*-Arten zeigen sich dadurch von allen übrigen Cupressaceen verschieden, daß die Samenanlagen hier nicht ohne weiteres auf Carp. zu beziehen sind, sondern am Blütenprößchen terminal sind. Das gilt für die ganze Section *Oxycedrus* sowie für mehrere *Sabina*-Arten (*J. recurva*, *J. squamata*). Bei den letzteren ist im Zapfen nur eine terminale Samenanlage vorhanden. Es lagen mir von den betreffenden Arten keine jungen Blüten vor, die ältere Blüte oder junge Frucht läßt keine sichere Deutung der Stellung der Samenanlage zu, doch ist es wohl im Vergleich mit den anderen *Sabina*-Arten, bei denen die Samenanlagen deutlich auf Carp. zu beziehen sind, anzunehmen, daß in der Bildung der Samenanlagen eine starke Reduktion eingetreten ist und die einzige noch vorhandene nicht echt terminal ist, sondern zu einer der Schuppen als Carp. gehört.

Im Bau des ♀ Sprößchens von *Juniperus recurva* zeigen sich mannigfache Variationen. Es beginnt stets mit 2 kleinen schuppenförmigen transversalen Vorblättchen, dann folgen (an mehreren untersuchten Sprößchen) zwei Dreierwirbel steriler Schuppenblättchen ohne Wulst, dann ein Wirtel von Schuppen, die die junge Frucht bilden. Diese sind dick, stark durch basales Wachstum verlängert und völlig miteinander vereint; die drei Wülste bilden vereint von oben gesehen eine fast flache Platte, in deren Mitte nur eine kleine Öffnung bleibt, in der die Spitze der Mikropyle der einzigen Samenanlage sichtbar ist. Vom Rande der Platte stehen die freien Spitzen der Schuppen ab. Ein Längsschnitt zeigt, daß die drei Schuppen eine krugförmige Höhlung mit sehr schmalen Mündung (der erwähnten Öffnung) umschließen; am Grunde dieser Höhlung steht in der Mitte aufrecht die Samenanlage. Sterile Schuppen oberhalb der drei Schuppen mit Wulst sind nicht vorhanden. Die Zugehörigkeit der Samenanlage zu einer Schuppe deutet folgender Fall an: Auf die beiden transversalen Vorblättchen folgt nur ein Wirtel kleiner Schuppen ohne Wulst, dann schließen vier Schuppen mit Wulst zur jungen (etwa 3 mm langen) Frucht zusammen, und zwar zunächst ein Wirtel von 3 Blättern, von denen eines etwas höher steht und einen stärkeren Wulst hat, und dann höher ein einzelnes Schuppenblatt mit starkem Wulst. Alle vier umschließen wieder eine Höhlung, in der die Samenanlage steht. Im Vergleich zum erstbeschriebenen Fall kann man annehmen, daß der dort vorhandene zweite Wirtel von einfachen Schuppenblättern hier in die Frucht eingetreten ist und daß von dem Wirtel, der dort die Frucht bildet, nur eine Schuppe übrig geblieben ist, zu der die Samenanlage gehört. In einem dritten Fall sind wiederum zwei Wirtel einfacher Schuppenblätter vorhanden, nur ein Blatt des oberen nimmt ein wenig an der Fruchtbildung teil; dann folgen nur zwei Schuppen mit dicken Wülsten, die in gleicher Höhe stehend wesentlich die Frucht bilden; in der Mitte der durch die beiden Wülste gebildeten Platte ist die Samenanlage sichtbar.

Regelmäßiger und gleichartig ist die Stellung der Samenanlagen bei den Arten der Section *Oxycedrus*. Es sind normal drei Samenanlagen vorhanden, die mit den obersten drei carpellähnlichen Schuppenblättern deutlich abwechseln und eng aneinanderstehend den Gipfel des Sprößchens einnehmen, die Achse ist über sie hinaus normal nicht verlängert. Bei *J. communis* fand Kubart gelegentlich eine kurze Fortsetzung der Achse über dem Wirtel der Samenanlagen, einmal war diese auch dreiteilig, stellte also die Anlage eines neuen Wirtels dar; »in der überwiegenden Zahl ist jedoch mit dem Samenanlagenwirtel die Achse abgeschlossen.« Der Beerenzapfen wird meist nur aus den drei erwähnten Schuppen gebildet.

Die weiblichen Blütenprößchen von *J. communis* sind zunächst Laubknospen ähnlich; sie stehen einzeln axillär aufrecht und bestehen aus mehreren Dreierwirbeln von Schuppenblättern, mit dem letzten die Samenanlagen abwechseln, die zur Blütezeit mit ihrer Mikropyle frei herausragen. Die obersten drei Schuppen, die wir als Carp. bezeichnen wollen, und die später den Beerenzapfen bilden, sind in der Jugend einfache Blattgebilde wie die unteren Schuppen; die Entwicklung des Schuppenwulstes macht sich zunächst als kleine Anschwellung in der Mitte des Carp. bemerklich. Bemerkenswert ist die frühzeitige Verwachsung der Carp., auf die schon Kramer (1885) hinweist: »Nicht unerwähnt bleibe,

dass die Fruchtblätter schon von Anfang an am Grunde vereinigt sind und durch intensives, intercalares Wachsthum dieser vereinigten Blattbasen die drei Ovula beträchtlich in die Höhe gehoben werden. Durch diesen Vorgang erlangt auch die gesammte ♀ Blüthe die Form einer Glocke, an deren Rande die drei Blattendigungen zipfelartig hervorragen. Nachdem so das ganze Gebilde sehr rasch und beträchtlich an Grösse zugenommen hat, beginnt erst jede der auf den Fruchtblättern entstandenen, noch geringen Anschwellungen sich zu entwickeln. Sie überragen bald durch ihre Größenzunahme die ursprünglichen Blattspitzen und drängen zugleich dieselben etwas nach auswärts, während sie nach und nach die vorhandene glockenförmige Öffnung der Blüthen verengen.« Diese Verwachsung ist schon stark ausgebildet, wenn die Samenanlagen noch frei herausragen. So zeigte ein 4 mm langes Blütensprößchen von *J. rigida* folgendes Verhalten: Es wechseln ca. 5 Dreierwirtel kleiner steriler Schuppen miteinander ab; sie sind lederig, breit dreieckig bis rundlich-dreieckig, stumpflich bis kaum spitzlich, imbricat, die unteren 1 mm lang, die oberen etwas länger. Von diesen sterilen Schuppen heben sich die drei 2,5 mm langen, im unteren Teil glockig vereinten Carp. scharf ab. Die drei endständigen Samenanlagen, die mit ihrer schwach zweilippigen Mikropyle etwas nach außen gekrümmmt sind, sind 2 mm lang und überragen die Carpellspitzen beträchtlich.

Die Schuppenwülste schließen bei weiterer Entwicklung über den Samenanlagen zusammen, so daß die jungen Samen in das Innere des Beerenzapfens gelangen. Bei *J. communis* sind im Juli die Beerenzapfen bereits geschlossen.

Von der normalen Form kommen bei *J. communis* zahlreiche Abweichungen vor, die Schröter und Kirchner (1906) folgendermaßen zusammenfassen: »So sind bisweilen bei normaler Anzahl der sterilen Schuppenblätter statt dreien 4 fertile Schuppen vorhanden, oder die ganze weibliche Blüte ist nach der 2-Zahl oder nach der 4-Zahl gebaut; auch der Fall ist beobachtet, das bei normaler 3-Zahl der Quirlglieder eine Umbildung der oberen Hochblätter zu Fruchtblättern eintritt, welche entweder alle oder zum Teil steril bleiben oder auch fertil werden können; endlich kommt eine Vermehrung der Fruchtblätter auf 6 und ein mangelhaftes Verwachsen derselben vor. Auch teilweise Spaltung eines Fruchtblattes kann eintreten.« Vgl. auch Bayer im folgenden.

Die verschiedenen Erklärungen der eigenartigen Stellung der Samenanlagen bei *J. communis* und Verwandten sind schon bei der allgemeinen Betrachtung der ♀ Blüte in der Einleitung zu den Coniferen berührt worden; ich gehe hier noch kurz auf die Arbeiten einiger neuerer Autoren ein. Kubart (1905) zieht seine Folgerungen aus der Entwicklungsgeschichte. Die Untersuchung junger ♀ Sprößchen zeigt regelmäßig abwechselnde Wirtel von Blattgebilden; den letzten Wirtel bilden die Samenanlagen. In der Ontogenese ist keinerlei Verschiebung der Samenanlagen nachzuweisen; es werden auch nur drei angelegt. Die Samenanlagen sind danach einfach als umgebildete Blätter zu deuten (was der älteren Ansicht von Sachs entspricht). Die Wülste, die die Samenanlagen später einschließen, entsprechen einem Arillargebilde. Damit wendet sich Kubart also gegen die mehrfach vorgebrachte Deutung (Strasburger usw.), nach der die Samenanlagen zu dem unter ihnen stehenden Schuppenwirtel gehören. Ursprünglich trug danach jedes Carp. zwei Samenanlagen, aus Raumangel wurde nur eine Samenanlage immer auf einer Seite des Carp. entwickelt; diese Reduktion wurde konstant, so daß normal die Samenanlagen anscheinend mit den Sporophylen, zu denen sie gehören, alternieren. Die Kubartsche Erklärung wurde in mehreren Kritiken abgelehnt. So schreibt Mordry (1909): »Eine solche Auffassung mußte natürlich eine scharfe Abgrenzung von *J. Oxycedrus* und den anderen Juniperinen zur Folge haben, wodurch die Reihe der Juniperinen zerrissen wird. Abgesehen davon aber kann ich mich mit der Kubartschen Auffassung nicht befrieden, da ich mir ganz gut vorstellen kann, daß die Blätter, die die Wacholderbeere bilden, wirklich Fruchtblätter sind, die Samenanlagen aber eine seitliche Verschiebung erfahren. Eine solche seitliche Verschiebung hat sich ja auch bei der *Thuja* nachweisen lassen. Die Notwendigkeit der Annahme eines Arillargewebes fällt damit von selbst weg...« Bayer weist auf die öfters auftretenden 1—2 accessorischen Samenanlagen hin, die zeigen, daß auch zwei Samenanlagen an der Schuppe angelegt werden können. Die Samenanlagen gehören also zu diesen Schuppen als Carp. Aus der abwechselnden Stellung darf man nicht folgern, daß die Samenanlagen umgebildete Carp. darstellen. Auch die Beobachtung der jüngsten Stadien beweist nichts, da die Stelle, an der die Samenanlage von Anfang an angelegt wird, bereits erblich fixiert ist.

Mir scheinen diese Kritiken begründet, da nicht anzunehmen ist, daß im Umkreis der Gattung *Juniperus* (*Oxycedrus* + *Sabina*) einmal die Samenanlage einem ganzen Carp. entspricht, das andere Mal an einem Carp. steht. Auch bei *Sabina* kann nach Reduktion und Verschiebung eine einzelne Samenanlage terminal werden.

Nicht selten sind bei *Juniperus* die Beerenzapfen nicht vollkommen geschlossen, so daß die Samen ± frei liegen. G. Beck v. Mannagetta (Sitz. Ber. K. Akad. Wissenschaft. Wien, Math.-naturw. Klasse, Abt. I, Bd. 126, 6. und 7. Heft [1917]) gibt eine Übersicht über die bekannten Fälle und führt die ältere Literatur an. Seine Resultate sind folgende: 1. Einzelne Pflanzenindividuen der meisten *Juniperus*-Arten bilden Früchte mit entblößten Samen aus. Nur selten kommen letztere auch unter normalen Früchten vor. 2. Bei den Arten der Sektion *Oxycedrus* erfolgt die Entblößung der Samen durch das Auseinanderklaffen der Spitzen der drei unter den Samen stehenden Schuppen, seltener durch das Unterbleiben oder den geringeren Grad der Verwachsung dieser Schuppen. 3. Bei den Arten der Sektion *Sabina* wird das von den verwachsenen Schuppen gebildete Fruchtfleisch der Beere von den Samen einzeln durchbohrt, oder es treten die Samen paarweise oder in einem Doppelpaare aus gemeinschaftlichem Loche des Fruchtfleisches ± weit heraus. Oft kombinieren sich diese Fälle.

Bei *Juniperus communis* sind Zwitterblüten beobachtet worden (vgl. Renner 1903), die an vorwiegend ♀ Exemplaren vorkommen. Sie sind kaum länger als die ♀ und haben 2—3 Quirle von Stam.; an den obersten Staminalkreis schließen unmittelbar die Fruchtschuppen an oder unter diesen steht noch ein Quirl kleiner steriler Blättchen; die Samenanlagen sind normal. Auffallend ist, daß die Zwitterblüten ausgesprochen protogyn sind; eine Selbstbestäubung ist also ausgeschlossen.

Die Reifung der Samen erfolgt meist in einem Jahre, bei *Cupressus* im zweiten Jahr; auch bei einer Anzahl von *Juniperus*-Arten kommen die Samen erst im zweiten Jahr zur Reife (z. B. *J. communis*, *J. fortidissima*, *J. chinensis*; im ersten Jahr reifend z. B. *J. sabina*, *J. excelsa*, *J. virginiana*). Häufig werden nicht alle Samenanlagen weiter entwickelt, regelmäßig wird z. B. bei *Actinostrobus* von den beiden Samenanlagen des Carp. nur eine zum Samen ausgebildet. Die Samen sind eiförmig oder oval oder nach oben stärker verschmäler, oft ± kantig. Die Samenschale ist ± verhärtet; sie bleibt z. B. bei *Callitris* nur dünn, wird dagegen bei *Juniperus* knochenhart. Meist sind drei Schichten zu unterscheiden, die äußere und innere sind nur dünn, häufig, während die mittlere zur Sklerotesta wird. Von der äußeren Schicht gehen meist häutige Flügelbildungen aus, die aber niemals bedeutende Dimensionen erreichen. Gänzlich ungeflügelt sind die Samen bei *Thuja* Sect. *Biota*, bei *Juniperus* und *Arceuthos*. Bei *Diselma* sind 3 Flügel entwickelt, von denen zwei nur schmal, einer größer und halbmondförmig ist; ebenso haben die Samen von *Callitris* oft drei Flügel. Sonst sind zwei Flügelräder vorhanden, die ± gleichartig oder stark ungleich sein können (*Libocedrus*, *Fokienia*, vgl. Beschreibung der Gattung).

Das Nährgewebe enthält fettes Öl und Aleuron. Der Embryo hat meist nur zwei Keimblätter, bei *Tetraclinis* drei bis fünf, bei *Juniperus*-Arten zwei oder auch bis sechs.

#### Bestäubung, Befruchtung und Embryoentwicklung.

Wichtigste Literatur: W. J. G. Land, A morphological study in *Thuja*, in Bot. Gaz. XXXVI (1902) 249—259, T. 6—8. — H. O. Juel, Über den Pollenschlauch von *Cupressus*, in Flora XCIII (1903) 56—62, T. 3. — N. Sludsky, Über die Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis*, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. XXIII (1905) 212—216, T. 6. — Olga Knischewsky, Beitrag zur Morphologie von *Thuja occidentalis*, Dissert. Zürich, Druck Bonn (1905), 36 pp., 3 T. — C. O. Noren, Zur Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis*, in Upsala Univers. Årsskrift (1907). — A. A. Lawson, The gametophytes and embryo of the *Cupressineae*, with special reference to *Libocedrus decurrens*, in Ann. of Bot. XXI (1907) 281—301, T. 24—26. — Alice M. Ottley, The development of the gametophytes and fertilization in *Juniperus communis* and *Juniperus virginiana*, in Bot. Gaz. XXXXVIII (1909) 31—46, T. 1—4. — George E. Nichols, A morphological study of *Juniperus communis* var. *depressa*, in Beih. Bot. Centralbl. XXV, 1. Abt. (1910) 201—241, T. 8—17. — W. T. Saxon, Preliminary account of the ovule, gametophytes, and embryo of *Widdringtonia cupressoides*, in Bot. Gaz. XXXXVIII (1909) 161—178, T. 11; Contributions to the life history of *Widdringtonia cupressoides*, I. c. L (1910) 31—48, T. 1—3; Contributions to the life-history of *Callitris*, in Ann. of Bot. XXIV (1910) 537—569, T. 45—46; Contributions to the life-history of *Actinostrobus pyramidalis* Miq., I. c. XXVII (1913) 321—345, T. 25—28; Contributions to the life-history of *Tetraclinis articulata*, Masters, with some notes on the phylogeny of the *Cupressoideae* and *Callitroideae*. —

Zum Auffangen des Pollens wird, wie auch sonst bei den Coniferen, an der Mikropyle ein Flüssigkeitströpfchen ausgeschieden, das bald wieder aufgesogen wird. Über die Vorgänge bei der Befruchtung und Embryobildung im allgemeinen ist das betr. Kapitel bei den Pinaceen zu vergleichen.

Die Entwicklung des Mikrosporangiums beginnt damit, daß sich die erste subepidermale Zellschicht durch perikline Wände teilt. Die beiden so entstandenen Zellschichten bilden mit der Epidermis die Wandung des Mikrosporangiums. Sie differenzieren sich in die eigentliche Wandzellschicht und das Tapetum und heben sich so von der inneren Gruppe der Zellen ab, aus denen die Mutterzellen der Mikrosporen hervorgehen. Das

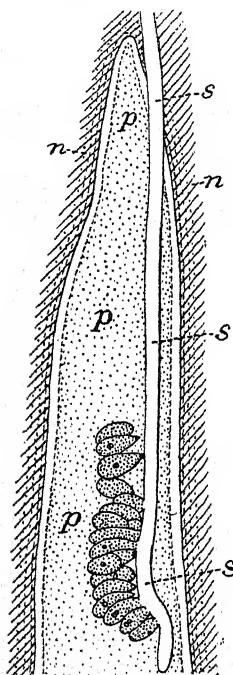
Tapetum ist also im Gegensatz zu den Pinaceen einschichtig. Ebenso wie bei den Taxodiaceen werden im Gegensatz zu den Pinaceen in der Mikrospore keine Prothalliumzellen abgeschnitten, die reife Mikrospore enthält also nur zwei Zellen. Nach J u e l teilt sich bei *Cupressus Goveniana* die Körperzelle nicht in 2 Zellen, sondern in einen rundlichen Komplex von 4—20 (meist 8 oder 10) ♂ Zellen, auch N i c h o l s gibt an, daß bei *Juniperus communis* die Körperzelle gelegentlich 3—4 ♂ Zellen hervorbringt, von denen aber nur 2 als funktionsfähig anzusehen sind. Sonst werden, wie allgemein bei den Coniferen, zwei ♂ Zellen im Pollenschlauch gebildet, und S l u d s k y , der auch bei *Juniperus communis* nur zwei Zellen fand, meint, daß die Angaben von J u e l für *Cupressus* wohl auf Untersuchung von krankem Material zurückzuführen sind.

Bei *Juniperus*-Arten erstreckt sich die Entwicklung über 2 Jahre, bei den anderen Gattungen fällt Bestäubung und Befruchtung meist in die gleiche Saison. Für *Juniperus communis* macht N i c h o l s folgende Angaben: Die Bestäubung erfolgt im Frühjahr, bis zur Befruchtung verläuft ein Jahr. Im ersten Jahr wächst der Pollenschlauch etwas in den Nucellus hinein und die generative Zelle entsteht. Im nächsten Frühjahr wird Stielkern und Körperzelle gebildet, der Pollenschlauch tritt in die Archegonienkammer und kurz vor der Befruchtung entstehen die beiden ♂ Zellen. Die Megasporen-Mutterzelle wird erst im zweiten Frühjahr unterscheidbar und die Entwicklung schreitet dann gleichmäßig fort. Auch bei *Widdringtonia* verlaufen nach S a x t o n 14—15 Monate zwischen Bestäubung und Befruchtung.

Meist wird nur eine Megasporen-Mutterzelle ausgebildet; gelegentlich sind 2—3 zu unterscheiden, die auch eine oder zwei Teilungen ausführen können, aber nur eine Megaspore entwickelt sich weiter. Die aus der Mutterzelle hervorgehende Tetradie kann bei *Thuya* wie üblich eine Längsreihe darstellen oder die Teilungswände können auch schräg gestellt sein. Die Megasporen-Membran ist bei den C. schwächer als bei den Pinaceen.

Fig.192. Längsschnitt durch den oberen Teil des Prothalliums von *Callitris*. n Nucellus, s Pollenschlauch, p Prothallium. (Nach S a x t o n, in Ann. of Bot. XXIV.)

Das Prothallium wird wie bei den Pinaceen durch Alveolen gebildet. Die Archegonien gehen meist aus Oberflächenzellen des Prothalliums durch Teilung hervor (*Thuya*, *Juniperus* usw.), dagegen entspringen sie bei *Callitris* und Verwandten tiefer im Prothallium. Im ersten Falle sind sie wie bei den Taxodiaceen in einer Gruppe mit gemeinsamer Archegonienkammer, von einer gemeinsamen Deckzellschicht umgeben, angeordnet; die Zahl der Archegonien im Komplex ist meist nicht groß (*Thuya* 6—9 Archegonien, *Juniperus* 6—10, *Libocedrus* 6—24). Bei *Callitris* und Verwandten sind die Archegonien öfters sehr zahlreich in einem Prothallium (*Callitris* 16—20, *Widdringtonia* 30—100, ebenso zahlreich bei *Actinostrobus*). Für *Actinostrobus* gibt S a x t o n an, daß bei der Prothalliumbildung lange Alveolen entstehen, die nur an ihrer Basis (nach der Megasporenwand zu) eine kleine Zelle abschneiden und sonst ungeteilt im Inneren zusammenstoßen. Im ganzen oberen Teil des Prothalliums stellen diese Alveolen, nachdem sie dann einige kleine Zellen an einem oder an beiden Enden abgeschnitten haben, Initialen von Archegonien dar, die also sehr große Zellen sind. Aber nur die Initialen, die mit dem ins Prothallium herabwandernden Pollenschlauch in Kontakt kommen, werden zu funktionierenden Archego-



nien, die anderen können sich weiter teilen. Bei *Tetraclinis* bleiben die Alveolen ungeteilt, bis sie sich fast treffen, dann teilen sie sich in mehrere Zellen. Da der Pollenschlauch seitlich im Prothallium herabwandert, liegen auch die Archegonien seitlich tief im Prothallium (bei *Widdringtonia* etwa bis nach der Mitte des Prothalliums von oben her). Der Pollenschlauch dringt nicht am oberen Ende in die Megaspore ein, sondern wächst erst an ihr herab, ehe er eindringt. Bei *Callitris* werden die Archegonien in einer Gruppe tief im Prothallium seitlich ausgebildet oder auch, wenn zwei Pollenschläuche vorhanden sind, in zwei Gruppen. Bei *Widdringtonia* sind mehrere Gruppen vorhanden, und zwar nahe dem Rande des Prothalliums, an dem der Pollenschlauch entlang wächst; nur die Archegonien der untersten Gruppe, die mit dem Pollenschlauch in Verbindung treten, entwickeln sich voll mit Halszellen und Bauchkanalkern, die der oberen Gruppen bleiben unentwickelt. Besondere Deckzellschichten werden für die Archegoniengruppen nicht ausgebildet. Es bestehen also bei *Callitris* und Verwandten zwischen Pollenschlauch und Archegonien-Ausbildung bestimmte Beziehungen: Die Bildung von Archegonien-Initialen in ihrer normalen Stellung, seitlich und tiefgelagert im Prothallium, wird zwar nicht durch die Lage des Pollenschlauches bestimmt, aber diese Lage ist bestimmend dafür, welche der zahlreichen Archegonien-Initialen zu funktionierenden Archegonien werden.

Die Zahl der Halszellen beträgt meist 2–8, wobei sie in einer Schicht liegen; bei *Tetraclinis* liegen meist 8 Halszellen in 2 Schichten; oft sind sie von geringer Dauer und werden bald desorganisiert. Ebenso wie bei den Taxodiaceen wird keine Bauchkanalzelle, doch überall ein Bauchkanalkern abgeschnitten. Bemerkenswert ist, daß er nach Land bei *Thuja* befruchtet werden und sich teilen kann, woraus sich ergibt, daß er potentiell einem Eikern gleichwertig ist.

In bezug auf die Befruchtung gilt für die Gattungen mit Archegonien-Komplexen dasselbe wie für die Taxodiaceen: Beide ♂ Kerne aus dem Pollenschlauch können funktionieren, so daß, wenn nur ein Pollenschlauch zu dem Archegonien-Komplex vordringt, zwei Embryonen gebildet werden. Der Inhalt des Pollenschlauches wird in den Raum unmittelbar über den Archegonien entleert, also nicht in das Ei selber, so daß Schlauch- und Stielkern meist in diesem nicht zu finden sind.

Bei *Thuja*, *Juniperus*, *Cupressus* erfolgt die Wandbildung im Proembryo bei der dritten Teilung, also im 8-Kern-Stadium. Der fertige Proembryo besteht wie bei den Taxodiaceen aus 3 Schichten von 4 Zellen, den oberen nach oben zu offenen Zellen, den mittleren, die Suspensorzellen werden, und den unteren, die Embryo-Initialen darstellen. Bei *Juniperus*, bei welcher Gattung die Zellen der unteren Schicht in einer Reihe liegen, können mehrere, sich trennende Embryonen entstehen; bei *Thuja* dagegen sind die vier Zellen der Embryo-Schicht tetraedrisch angeordnet, es ist also nur eine Spitzenzelle vorhanden, aus der ein Embryo hervorgeht. Bei *Widdringtonia*, *Callitris*, *Actinostrobus* füllt der Proembryo (ähnlich wie bei *Sequoia*) das Ei ganz aus, für *Actinostrobus* gibt Saxon an, daß die meisten Zellen des Proembryo durch ungleiche Teilung einem Suspensor und einer Embryo-Initiale den Ursprung geben.

**Geographische Verbreitung.** Eine Gruppe von Gattungen ist von vorwiegend südlicher Verbreitung. So erstreckt sich die artenreichste Gattung dieser Gruppe, *Callitris*, über ganz Australien, Tasmanien, Neu-Kaledonien, ihr schließt sich *Actinostrobus* in Westaustralien an, ferner *Callitropsis* auf Neu-Seeland. Die verwandte *Widdringtonia* bewohnt Südafrika und das tropische Südostafrika, *Tetraclinis* im westlichen Mittelmeergebiet Nordafrika und Südspainien. Zwei verwandte Gattungen, *Fitzroya* und *Diselma*, sind in Südhile und auf Tasmanien heimisch. Von *Libocedrus* bewohnt die Untergattung *Heyderia* das westliche Nordamerika und China, die Untergattung *Eulibocedrus* Südhile, Neu-Seeland, Neu-Kaledonien, Neu-Guinea.

Die übrigen Gattungen, der nördlichen Hemisphäre angehörend, sind besonders in Ostasien und Nordamerika verbreitet, so *Thujopsis* in Japan, *Fokienia* in China, *Thuja* in China und Japan und weit durch Nordamerika, *Cupressus* einerseits von China durch das Himalayagebiet bis ins Mittelmeergebiet, anderseits im westlichen Nordamerika und südlich bis Mexiko, *Chamaecyparis* einerseits in Japan und Formosa, anderseits weit in Nordamerika, nördlich bis Britisch-Columbia und Alaska. Das größte Areal nimmt *Juniperus* ein; in der *Oxycedrus*-Gruppe ist *J. communis* auf der ganzen nördlichen Hemisphäre in der alten und neuen Welt von weitester Verbreitung, die anderen Arten reichen

vom Mediterrangebiet bis Ostasien. In der *Sabina*-Gruppe ist *J. sabina* ähnlich weit in der alten Welt verbreitet, in Amerika wird es durch die nächst verwandte Art *J. prostrata* ersetzt. *Juniperus* Section *Sabina* erstreckt sich ferner durch das ganze Mediterrangebiet und in den Gebirgen des tropischen Ostafrika (*J. procera*) südlich bis Nyassa-Land, dann durch Zentralasien und den Himalaya nach Ostasien; in Amerika reicht die erwähnte *J. prostrata* nördlich bis New-Foundland und Britisch-Columbia, die meisten anderen Arten bewohnen die südlicheren Vereinigten Staaten, die Verbreitung geht auch südlich durch Mexiko bis Guatemala und bis Westindien.

**Fossiles Vorkommen** (R. K r ä u s e l): Die Zahl der mit den Cupressaceen in Verbindung gebrachten Fossilien ist schon in mesozoischen Schichten recht groß. In den meisten Fällen handelt es sich aber bei diesen, als *Cupressites*, *Widdringtonites*, *Thuites* usw. bezeichneten Resten um sterile Zweige, deren Stellung völlig unsicher ist. Immerhin beweisen sie im Verein mit entsprechenden fossilen Hölzern, daß die Familie schon im Jura vorhanden war. In der Kreide, noch mehr im Tertiär, lassen sich dann einige der lebenden Gattungen mit Sicherheit nachweisen. Daneben finden sich in der Kreide auch eine Anzahl später ausgestorbener Typen.

Über **Verwandtschaftliche Beziehungen** vgl. die allgemeine Einleitung zu den Coniferen.

#### Einteilung der Familie.

A. Zapfen reif holzig; Schuppen klappig auseinanderweichend oder dachig deckend  
Unterfam. I. *Thuoideae*.

- a. Samen ungeflügelt oder mit gleichmäßigem meist schmalem Flügelrand oder selten mit 3 Flügeln, von denen einer ± verkümmern kann.
  - a. Zapfen 6-klappig, im unteren Teil von zahlreichen sterilen Schuppen in Dreierwirten umgeben . . . . . 1. *Actinostrobus*.
  - β. Zapfen ausgeprägt 3—6-klappig, ohne Umhüllung mit sterilen Schuppen.
    - I. Zweiglein gegliedert; Blätter getrennt herablaufend, mit sehr kleiner freier Spitze.
      - 1. Columella im Zapfen vorhanden; ♀ Blüten allermeist 3-gliedrig (selten 4-gliedrig), Frucht allermeist 6-klappig; Samenanlagen ± zahlreich 2. *Callitris*.
      - 2. Columella fehlend. ♀ Blüte mit 4 Schuppen in 2 Paaren, Zapfen 4-klappig 3. *Tetraclinis*.
    - II. Zweiglein ungegliedert, Blätter deckend.
      - 1. Blätter in Viererwirten, von araucarioidem Typus; Zapfenschuppen in 2 Viererwirten . . . . . 4. *Callitropsis*.
      - 2. Blätter dekussiert, schuppenförmig; Zapfenschuppen 4 5. *Widdringtonia*.
  - γ. Zapfenschuppen etwas deckend.
    - I. Zweige rundlich oder kantig.
      - 1. Schuppenblätter in Dreierwirten; Samen kürzer als Schuppen, diese mit Schuppenwulst . . . . . 6. *Fitzroya*.
      - 2. Schuppenblätter dekussiert; Samen so lang oder länger als Schuppen, diese ohne Schuppenwulst . . . . . 7. *Diselma*.
    - II. Zweige abgeflacht; Zapfen reif mit klaffenden, paarweise übereinanderstehenden Schuppen . . . . . 8. *Thujopsis*.
    - δ. Zapfenschuppen deckend, lederig oder holzig . . . . . 9. *Thuja*.
  - b. Same mit 2 ungleichmäßigen Flügeln, mindestens der größere über den Samen nach oben bedeutend verlängert.
    - α. Carp. 2, Zapfenschuppen flach . . . . . 10. *Libocedrus*.
    - β. Carp. zahlreicher, Zapfenschuppen von außen schildförmig . . . . . 11. *Fokienia*.
- B. Zapfen reif holzig, mit schildförmigen, klappig aneinandergepreßten, zuletzt klaffenden Schuppen . . . . . Unterfam. II. *Cupressoideae*.
  - a. Samenanlagen ± zahlreich am Carp.; Zapfen im zweiten Jahr reifend; Samen ± geflügelt; Sporangien am Stam. 3—5 . . . . . 12. *Cupressus*.
  - b. Carp. mit wenigen (1—)2—4(—5) Samenanlagen; Zapfen klein, im ersten Jahr reifend (Ausnahme *Ch. nootkaensis*); Samen breit geflügelt; Sporangien am Stam. 2—3 . . . . . 13. *Chamaecyparis*.

C. Zapfen reif  $\pm$  fleischig, aus den verwachsenen Schuppen gebildet; Carp. mit 1 bis 2 Samenanlagen, oder Samenanlagen am ♀ Sprößchen terminal.

Unterfam. III. Juniperoidae.

a. ♂ Blüten in axillären Gruppen; Frucht mit einem aus den drei Samen gebildeten Steinkern; Laubknospen mit Knospenschuppen . . . . . 14. Arceuthos.

b. ♂ Blüten einzeln axillär; Samen frei (Beerenzapfen). Laubknospen nackt oder schwach beschuppt . . . . . 15. Juniperus.

D. Gattung unsicherer Stellung: . . . . . Macrobiota.

Unterfam. I. Thujoideae Pilger.

(*Cupressineae* § *Actinostrobeae* und *C. § Thujopsidæe* Endl. l. c. — *Cupressineae*-*Actinostrobinae* und *C.-Thujopsidinae* Eichler l. c. — *Cupressoideæ-Actinostrobeæ* und *C.-Thyposeæ* Aschers. u. Graebn. l. c. — *Cupressaceæ-Actinostrobeæ* und *C.-Thujopsidæe* Neger l. c.).

1. *Actinostrobus* Miq., in Lehmann, Pl. Preissian. I (1845) 644; Bentham, Flora Austral. VI (1873) 239; Diels, in Engl. Bot. Jahrb. XXXV (1904) 62; Baker and Smith, A Research of the Pines of Australia (1910) 291—298. — Monözisch. ♂ Blüten oblong; Stam. in Dreierwirtern imbricat, mit breiter Antherenschuppe und 2—3 Sporangien am Grunde der Schuppe. ♀ Blüten mit kurzem, beschupptem Stiel, einzeln, kugelig; Carp. 6 in 2 ganz genäherten Dreierwirtern, jedes am Grunde mit 2 aufrechten Samenanlagen, die fruchtbaren Carp. umgeben von zahlreichen, sterilen Schuppen in Dreierwirtern, die vom Stiel aus nach oben zu größer werden. Zapfen rundlich, nach oben zu etwas kegelig verschmälert, die verlängerten Carp. nur im unteren Teil noch von den Schuppen umgeben, in einem Wirtel fest aneinanderliegend und dann klappig auseinanderweichend, lederig-holzig; zentrale Columella entwickelt. Von den beiden Samenanlagen jedes Carp. entwickelt sich nur eine zum Samen; Samen groß, aufrecht, dreikantig, mit einzelnen großen Harzlücken an jeder Seite, Flügel 3, häufig. — Pyramide Sträucher, reich verzweigt; Zweiglein 3-kantig, gegliedert; Primärblätter nadelförmig, Folgeblätter sehr klein, schuppenförmig, in Dreierwirtern, dreikantig, starr, spitz, abstehend. — Name von ἄκτης (Strahl) und στροβός (für στροβίλος, Zapfen), wegen des klappig aufspringenden Zapfens. — Typische Art: *A. pyramidalis* Miq.

2 Arten in Westaustralien. *A. pyramidalis* Miq., ein bis 3 m hoher, reich verzweigter Strauch. Primärblätter schmal nadelförmig, bis 7—8 mm lang, Wirtel der schuppenförmigen Folgeblätter etwas auseinandergerückt, die stehenden Schuppenblätter bis 2 mm, an jungen Haupttrieben auch 3—4 mm lang. Die kleinen ♂ Blüten stehen zahlreich einzeln axillär an ganz kurzen, mit kleinen Schuppenblättern bedeckten Stielen; kurzes dickes Filament abstehend, Antherenschuppe breitgerundet, aufrecht, innen neben oder auch unter dem Filament mit 2—3 freien, weit aufklaffenden Sporangien. Die ♀ Blüten sind in jüngeren Stadien (bei etwa 5 mm Durchmesser) kugelig, ihr noch dünner Stiel ist etwa 5 mm lang, mit sehr kleinen, in Dreierwirtern stehenden, imbricaten Schuppen bedeckt; von der Basis der Blüte an werden die Schuppen allmählich größer, breit gerundet, mit kurzen Spitzchen; in Dreierwirtel gestellt, bedecken sie die kugelige Blüte bis oben hin, verstecken also die Carp.; solchen sterilen Schuppen oberhalb des Stieles sind 18 oder 18 vorhanden. Nur am Gipfel sehen die eingekrümmten Spitzchen der 6 Carp. etwas hervor. Die Carp. stehen in 2 Wirteln, die ganz genähert sind, so daß die Spitzten ca. in die gleiche Höhe fallen. Die äußeren Carp. sind eiförmig, mit dickem Kiel und dünnerem Rande, die inneren sind schmäler, im Umriß lanzettlich, dickfleischig, gekriecht; Samenanlagen 2, klein, aufrecht, ganz am Grunde der Carp. Zur Fruchtreife vergrößern sich die Carp. stark, die festanliegenden auch vergrößerten, lederigen sterilen Schuppen reichen dann nur bis zur Hälfte des Zapfens; der Stiel des Zapfens verdickt sich stark; der Zapfen ist aus rundlicher Basis etwas konisch verschmälert und 10 bis 20 mm lang; die 6 Carp. liegen jetzt in einem Wirtel fest geschlossen aneinander. Endlich weichen die Carp. klappig auseinander und die Samen werden sichtbar; die dicken Carp. sind von außen gesehen breit lanzettlich, sie sind stark gekrümmt, außen konvex, besonders nach der Basis

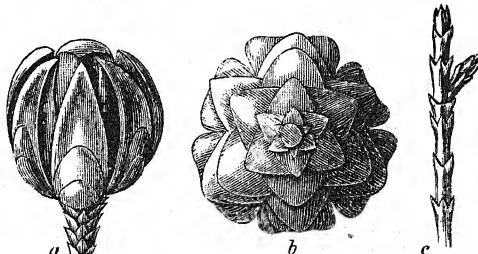


Fig. 193. *Actinostrobus pyramidalis* Miq. a Zapfen aufrecht, b von unten, c ein Blattzweig, d, e etwas vergr. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 93.)

zu; von den beiden Samenanlagen des Carp. entwickelt sich immer nur eine zum Samen; die andere Samenanlage wird auch stark vergrößert, bleibt aber flach, ohne Embryo und liegt der Innenseite des Carp. an, dem Buckel desselben dicht angedrückt; der Same ist dreikantig, bis 1 cm lang, mit 3 derbhäutigen, breiten Flügeln; an jeder Fläche des Samens liegt eine große, mit stark riechendem Harz erfüllte Blase. Die zentrale Columella ist nach oben verschmälert. — Die zweite Art, *A. acuminatus* Parl. ist ein kleinerer Strauch, der vielfach längere Nadelblätter entwickelt; die ♂ Blüten sind an entwickelten Zweiglein endständig, etwas länger, die Antherenschuppe ist zugespitzt; die Zapfenschuppen endigen in eine kurze, abspreizende Spitze.

2. *Callitris* Ventenat, Decad. Gen. Nov. (1808) 10; Masters, in Journ. Linn. Soc. XIII (1893) 15; Baker and Smith, A research of the Pines of Australia (1910) 18—289\*. (*Frenela* Mirbel, in Mém. Mus. d'Hist. Nat. Paris XIII [1825] 30 et 74 pr. p.; Spach,

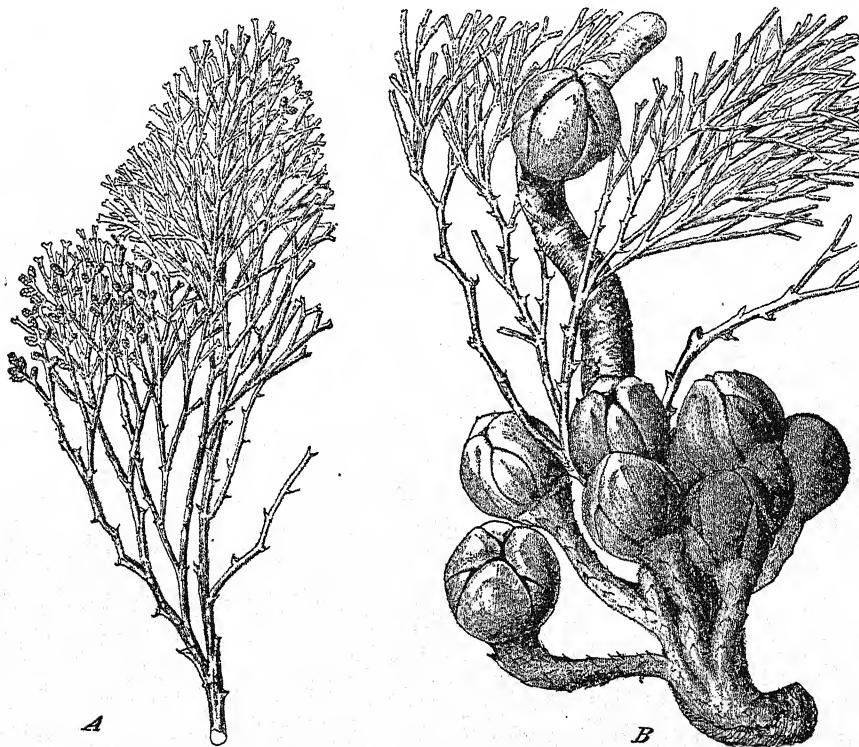


Fig. 194. *Callitris robusta* R. Br. A Zweig mit ♂ Blüten. B Zweig mit Fruchtzapfen. (Nach Diels, in Engler-Drude, Vegetation der Erde VII.)

Hist. Nat. Vég. Phanér. XI [1842] 345; Endl. Syn. [1847] 35; Parlat., in DC. Prodr. XVI. 2 [1858] 445; Benth. Fl. Austr. VI [1873] 234; *Callitris* Vent. 3 *Hexaclinis* et 4. Octo-

\*) Der Name *Callitris* wurde von Richard (Comment. [1826]) aufgenommen, der aber zunächst als Typus der Gattung p. 46 *C. quadrivalvis* (Ventenat) bringt (während der Artname gar nicht von Ventenat stammt). Als Synonym wird von Richard angegeben: *Thuya articulata* Desf. Fl. Atl. Dann werden noch zwei australische Arten beschrieben *C. rhomboidea* R. Br. und *C. oblonga* Rich. (*C. fruticosa* R. Br. ms.) Richard faßt also die Gattung sehr weit; wird sie in mehrere Gattungen geteilt, so muß der Name *Callitris* für die australischen Arten bleiben, auf die sich die Beschreibung von Ventenat bezieht (der keine besondere Art angibt). Masters erhob zuerst die *C. quadrivalvis* Rich. zur besonderen Gattung *Tetractinis* (bei Benthham als Sekt.) Mirbel (Mém. Mus. d'Hist. Nat. Paris XIII [1825] 30 und 74) gab der Gattung *Callitris* den neuen Namen *Frenela* (nach dem Physiker Frenel), weil *Calytrix* Labill. zu ähnlich klangt und deswegen Verwirrung in der Nomenklatur eintreten könnte; seine *Frenela* ist *Callitris* im Sinne von Richard. Spach (Hist. Nat. Vég. Phanér. XI [1842] 345) führt eine Trennung in drei Gattungen durch, bezieht aber den Namen *Frenela* Mirb. auf die australischen Arten und

*clinis* Benth., in Benth. et Hook. f., Gen. Pl. III [1880] 425.) — Blüten monözisch. ♂ Blüten meist zu mehreren an den Enden von Zweiglein gedrängt, seltener einzeln terminal, oblong oder eiförmig, klein; Stam. allermeist in Dreierwirteln, Antherenschuppe breit eiförmig bis fast kreisförmig, über die Ansatzstelle des kurzen Filamentes nach unten zu verlängert; Sporangien 2—4 rundlich, frei; in der jüngeren Blüte sind die Sporangien von der schildförmigen Antherenschuppe völlig gedeckt, später sehen sie etwas unter deren unterem Rand hervor. ♀ Blüten mit 6 (selten 8) Carp. in zwei Wirteln, die unteren kleiner; Carp. des oberen Wirtels am Grunde mit einigen bis zu 15 aufrechten Samenanlagen in mehreren Reihen, Samenanlagen an den unteren Carp. in geringerer Zahl\*). Zapfen geschlossen kugelig oder breit eiförmig, selten konisch verschmälert, bei der Reife klappig geöffnet; Zapfenschuppen ± dick holzig, in einem Quirl klappig, verschmälert, drei kleiner, auf dem Rücken unterhalb der Spitze mit ± entwickeltem Mucro; im Zentrum des Zapfens eine einfach kegelige oder gelappte, kurze oder längere Columella; Samen im ganzen im Zapfen etwa 25—40, mit 2—3 breitlichen Flügeln. — Sträucher oder kleine bis höhere Bäume; Zweiglein dicht gebüscht, gegliedert, durch die herablaufenden Schuppenblätter gerieft; Blätter in Dreierwirteln, lang gleichmäßig angewachsen herablaufend, nur mit sehr kleiner freier Spitze; Primordialblätter nadelförmig, im Querschnitt dreieckig, bis 3 cm lang, allmählich in die Folgeblätter übergehend. — Name von *zallos* (Schönheit) und *τρεις* (drei), wegen der regelmäßigen Dreierwirtel. —

Etwa 20 Arten in Australien, Tasmanien und Neukaledonien. Die Arten sind in Australien von wirtschaftlicher Bedeutung, da das gute Holz sehr widerstandsfähig gegen Termiten ist; ferner wird die Rinde zum Gerben benutzt und mehrere Arten (besonders *C. glauca* und *C. calcarata*) liefern eine Art Sandarakharz, das von selbst austritt (vgl. bei *Tetraclinis*).

Sekt. I. *Octoclinis* Benth. l. c. (*Octoclinis* F. Muell., in Trans. Phil. Inst. Victoria II [1858] 20; *Leichhardtia* Sheperd ex F. Müll.). Zapfen groß, eiförmig, konisch verschmälert, Carp. in zwei Viererwirteln; Stam. in Viererwirteln. *C. Macleayana* F. Müll. (*C. Parlatoe* F. Müll.), in Queensland und Victoria; Baum, gewöhnlich 20—25 m, auch höher, mit pyramidaler Krone; Blätter in Wirteln zu 4 oder 3, an den unteren oder manchmal an allen Zweigen als starre spreizende, 5—10 mm lange Nadeln entwickelt oder zu kleinen Schuppen reduziert; Zapfen 2,5 cm lang, Schuppen 8 oder manchmal 6, von außen gesehen ca. dreieckig, etwas konkav, runzelig, dickholzig; am geschlossenen Zapfen durch die Verbindung der Schuppen hervorragende Kanten; Columella kurz, pyramidal; Samen mit einem größeren und einem kleineren bis obsoleten Flügel.

Sekt. II. *Hexaclinis* Benth. l. c. Zapfen mit 6 Schuppen, ungefähr kugelig oder breit eiförmig.

A. Zapfenschuppen am Rücken mit großen, harzführenden Warzen. *C. robusta* R. Br., in Westaustralien; Baum oft über 30 m hoch, mit harter, rissiger Borke; Zweiglein hellgrün, mit sehr kurzen Gliedern, fast drehrund, nur mit schmalen Furchen zwischen den angewachsenen Blattbasen, freies Blattende sehr klein; Zapfen kugelig, ausgebreitet über 2,5 bis fast 5 cm im Durchmesser, stark runzelig und mit großen Warzen; Mucro fast 0. — Verwandt *C. tuberculata* R. Br., Südaustralien, Zapfen kleiner, Blätter graugrün. — *C. verrucosa* R. Br. (Cypres oder Turpentine Pine),

beläßt den Namen *Callitris* für *C. quadrivalvis* Rich.; für eine südafrikanische Art nimmt er den Namen *Pachylepis* Brongn. Endlicher (Syn. [1847] 35) hat ebenfalls *Frenela* für die australischen Arten, desgl. *Parlatoe* (in DC. Prodr. XVI. 2 [1858] 445) und Bentham (Fl. Austral. VI [1873] 234). In Benth. et Hook. f. Gen. Pl. III (1880) faßt Benth. die Gattung *Callitris* wieder in weiterem Sinne und hat die austral. Arten unter Sect. *Hexaclinis* und Sect. *Octoclinis*. Ihm schließt sich Eichler in Nat. Pfl. Fam. an.

\* Die Carp. sind zunächst von Schuppenblattnatur, nach oben zu von breit eiförmiger Gestalt, mit verlängerter Basis; sie tragen am Grunde die Samenanlagen; die beiden Wirteln sind deutlich unterscheidbar. Nach der Bestäubung verdickt sich das Carp. gerade über der obersten Reihe der Samenanlagen; es werden so wulstförmige Erhebungen gebildet, die über den Samenanlagen zusammenschließen und diese einschließen. Durch weiteres Wachstum des Wulstes wird die Carpelspitze auf den Rücken der Schuppe herabgedrückt. Bei fortschreitender Entwicklung und Verholzung der Schuppen vereinigen sich diese am Grunde in einer Höhe zu einem einheitlichen Gebilde.

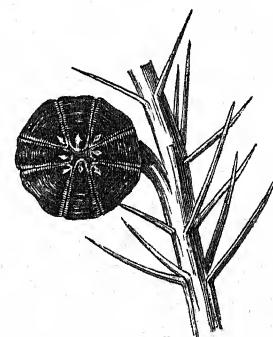


Fig. 195. *Callitris Macleayana* F. Müll. (Nach F. Müller, E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 93.)

an trocknen Standorten in Neusüdwales, Zentral- und Westaustralien; Zweiglein hellgrün, Zapfen geöffnet 2 cm im Durchmesser.

**B.** Zapfenschuppen am Rücken glatt oder runzelig, ohne große Warzen. — **Ba.** Zweige fast drehrund, nur mit schmalen Furchen zwischen den angewachsenen Blattbasen. — **Ba.c.** Mucro der Zapfenschuppen deutlich entwickelt, ± vorragend. *C. intratropica* Benth., in Nordaustralien und an der Nordwestküste von Westaustralien, Baum bis 15—20 m, Blattspitzen spreizend; Zapfen klein, Schuppen verhältnismäßig dünn, Columella kurz. — **Ba.f.** Mucro der Zapfenschuppen undeutlich. — **Ba.I.** Zapfen geöffnet bis 2 cm Durchmesser. *C. arenosa* A. Cunn., in Neusüdwales und an der Südküste von Queensland. — *C. glauca* R. Br., in Australien weit verbreitet. — *C. Morrisonii* Baker, in Südwestaustralien. — **Ba.II.** Zapfen bis über 3 cm im Durchmesser. *C. gracilis* Baker, in Neusüdwales, bis über 15 m hoch, Zweige lang, dünn, hängend; Zapfenschuppen sehr dick, glatt oder wenig runzelig. — **Bb.** Zweige ± kantig, die herablaufenden Blattbasen sind mit stumpfer Längskante und neben dieser jederseits mit ± ausgeprägter Furche versehen. — **Bba.** Mucro der Zapfenschuppen deutlich entwickelt, ± vorragend. *C. sulcata* (Parl.) Schlechter (*C. subumbellata* [Parl.] Schlecht.), *C. Balansae* [Brongn. et Gris] Schlechter.) auf Neukaledonien; Zweiglein verhältnismäßig dick, stark kantig, Glieder bis 5 mm lang; Zapfen 1 cm lang, Mucro dreieckig; var. *alpina* Compton (*C. neocalaledonica* Dümmer), Bergform mit dichtgebüschenel Zweiglein und kürzeren Gliedern. —

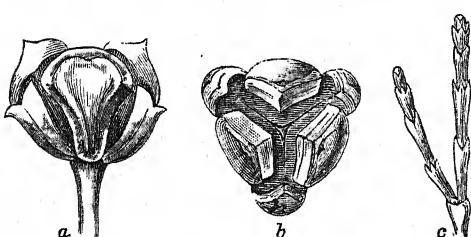


Fig. 196. *Callitris rhomboidea* R. Br. a Zapfen aufrecht, b von oben, c Blattzweig, wenig über nat. Größe.  
(E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 93.)

über 2 cm lang. — **Bb.f.** Mucro klein, undeutlich. *C. Müllerii* (Parl.) Benth., in Neusüdwales; Zapfen bis gegen 3 cm im Durchmesser. — *C. Drummondii* (Parl.) Benth., in Westaustralien; Zweiglein kräftig, starr; Zapfen bis 18 mm im Durchmesser. —

**Fossile Arten (R. Kräuse 1):** Vierklappige Zapfen, wie *C. quadrivalvis* (*Tetraclinis*) besitzt auch *C. Brongniarti* Endlicher aus dem Tertiär Europas, noch im Pliozän von Frankfurt a. M. vorhanden, ebenso *C. Rinkii* v. Ettingsh. in der Oberen Kreide von Nordamerika, Böhmen und Mähren. Andere Zweiglein stehen *Callitris* (*Frenela*) nahe, sie werden meist als *Frenelopsis* Schenk bezeichnet und finden sich vor allem in der Kreide von Schlesien, Böhmen, Frankreich, Nordamerika usw.

Wie weit die als *Widdringtonites* bezeichneten älteren Zweigreste hierher gehören, ist zumindest sehr ungewiß.

**3. *Tetraclinis* Masters, in Journ. Roy. Hort. Soc. London XIV (1892) 250, Journ. Linn. Soc. XXX (1893) 14 (*Callitris* 2. *Tetraclinis* Benth., in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. III [1880] 424; *Callitris* Sect. IV. *Eucallitris* Eichl. in E. P. 1. Aufl. II. 1. 94). — Blüten monözisch, an Seitenzweiglein terminal. ♂ Blüten oval, klein, Stam. dekussiert, Filament kurz, Antherenschuppe sehr klein, fast kreisförmig, nach oben zu nur wenig verschmälert, über die Ansatzstelle des Filamentes nach unten zu verlängert, Sporangien 3—5, längs aufspringend. ♀ Blüte klein, mit 4 Schuppen in zwei Paaren, die des oberen Paars etwas schmäler, Schuppen wirtelig gestellt, nach außen zurückgebogen, mit ihren Enden flach sternförmig in eine Ebene gestellt; die Oberseite der Schuppen ist fleischig verdickt, besonders nach dem Grunde zu erhebt sich ein fleischiger Wulst; die vier wulstförmigen Erhebungen stoßen um die Achse zusammen und verdecken die Samenanlagen, die nur mit der Mikropyle hervorsehen; nach den breit eiförmigen Enden zu werden die Schuppen dünner, fleischig-lederig; die etwas schmaleren Schuppen des oberen Paars steril, die des unteren Paars Carp.; Samenanlagen drei am Carp., aufrecht\*). Zapfen fast würfelförmig.**

\*) Die Carp. der jüngeren Blüte sind etwa 2 mm lang, die sternförmig ausgebreitete Blüte hat 4 mm im Durchmesser. Später verlängert sich die Basis der Schuppen, während die abstehende Spitze nicht größer wird, der Wulst erhebt sich zunächst noch nicht viel über die Spitze; die fleischigen Basen der Schuppen schließen eng zusammen und verbergen die kürzeren Samenanlagen. Dann wird der Wulst runzelig und erhebt sich mehr über die kleine bleibende Spitze, die dadurch auf den Rücken der Schuppe gelangt; die vier Schuppen der jungen ca. kugeligen Frucht legen

förmig, vierklappig geöffnet; Schuppen holzig, dunkelbraun, bereift, die breiteren breit herzförmig-eiförmig, die schmaleren eiförmig, die breiteren wenig, die schmaleren stärker am Rücken konkav, innen entsprechend die breiteren fast flach, die schmaleren  $\pm$  stark gekielt, Schuppen am Rücken oberhalb der Mitte mit kleinem schüppchenförmigem Mucro; Columella 0, die ovalen Ansatzstellen der Samen bedecken den ganzen Achsengipfel am Zapfen; Samen bis fast zum oberen Rand der Schuppen reichend, schmal eiförmig, mit Harzlücken, beiderseits mit

großem, dünnhäutigem Flügel, Hilum des Samens ziemlich groß, schmal oval; Kotyledonen 3—5. — Kleinerer Baum, Zweige fast gabelig oder mehr fiederig, sparrig verzweigt; Zweiglein gegliedert (an den Knoten getrocknet leicht zerbrechlich), etwas zusammengedrückt; gegenständige Blätter an den jungen Zweiglein in 2 Paaren zu einem Viererwirtel genähert, freier Teil des Blattes sehr klein schuppenförmig, am Kantenblatt etwas kahnförmig, am Flächenblatt breit dreieckig-rhombisch, flach, Blätter lang herablaufend, mit schmalen, scharfen Furchen zwischen den Blattkissen — Name von *τετρακήνος* (mit vier Längen oder Betten) wegen der 4 Schuppen der ♀ Blüte.

1 Art, *T. articulata* (Vahl) Masters (*Thuja articulata* Vahl, *Callitris quadrivalvis* Vent., *Callitris articulata* [Vahl] Murbeck), auf Bergen und trocknen Hügeln von Südspanien, Marokko, Algier und Tunis; Baum von 6—12 m Höhe, ♂ Blüten 4 bis 5 mm, Zapfenschuppen bis 12—13 mm lang. Die Art liefert das Sandarakharz (Resina Sandaraca), das freiwillig oder nach Einschnitten in der Rinde austritt und in Körnern verschiedener Form erhärtet; es dient zur Herstellung von Firnis, zur Glättung von Papier oder als Grundlage für Pflaster.

4. *Callitropsis* Compton, in Journ. Linn. Soc. London XLV (1922) 432, T. 27. — Blüten monözisch, terminal. ♂ Blüten eiförmig, Stam. in Viererwirteln, Antherenschuppe mit mehreren Sporangien. ♀ Blüten breit eiförmig, aus zwei gedrängten Viererwirteln von aufrecht zusammenneigenden Carp. gebildet, die inneren in der Mitte zusammenstoßend, die äußeren in den Lücken; Samenanlagen 8 in der Blüte. Zapfenschuppen bei der Reife

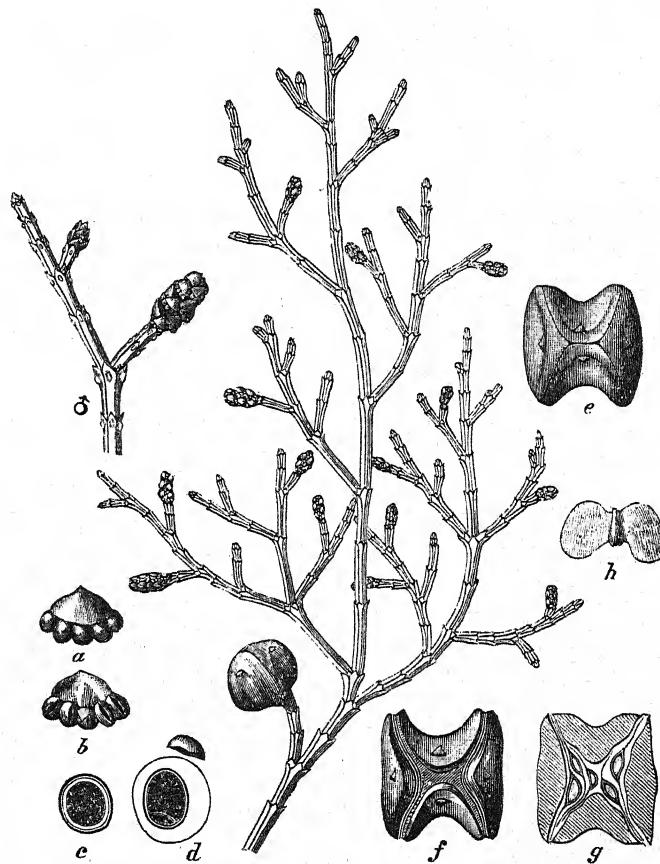


Fig. 197. *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters. Zweig mit ♂ Blüten und junger Frucht, nat. Größe, bei ♂ ein ♂ Blütenzweig, etwas vergr. a Staubblatt von außen, b von innen. c Pollenkorn. d Dasselbe nach Aufquellen im Wasser mit abgestreifter Exine. e Frucht von oben, noch geschlossen. f Frucht reif, klappend. g Dieselbe im Querschnitt. h Same. a—g vergr. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 94.)

sich fest aneinander. Da sich die Schuppen bei weiterem Wachstum gegenseitig pressen, so werden ihre Ränder (besonders bei den schmaleren)  $\pm$  nach außen gedrückt und der Rücken der Schuppe wird dadurch  $\pm$  konkav. Die Runzelung verliert sich bei der Reife, die Schuppen sind dann mehr glatt.

auseinanderweichend, nicht holzig, schmal, dick, innen gekielt, außen nahe dem Ende mit ansehnlichem, spitzem, abstehendem Mucro; Columella klein, konisch; Samen 1—4 entwickelt, 2—3-kantig, kaum geflügelt; Embryo mit 2 Kotyledonen. Baum, Zweige schwach geteilt, Blätterung von Araucarien-Typus; Blätter in Viererwirzeln, schuppenförmig, deckend, nicht lang herablaufend-angewachsen. — Name = *Calitris*-ähnlich.

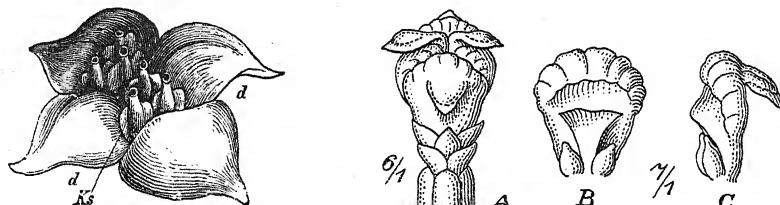


Fig. 198. *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters. Links: Jüngere ♀ Blüte mit 2 Schuppenpaaren *d* und 6 Samenanlagen *Ks*. (Nach Sachs.) Rechts: *A* Ältere ♀ Blüte. *B* Carp. von der Oberseite mit Schuppenwulst und den beiden seitlichen Samenanlagen. *C* Carp. von der Seite. (Original.)

1 Art, *C. araucarioides* Compton, auf Neukaledonien; bis 10 m hoher Baum, Äste horizontal, Zweige zylindrisch, dicht beblättert; Blätter 5—7 mm lang, schmal, 2—2,5 mm breit, steif, mit breiter Basis ansitzend, außen gekielt, innen flach, mit der Spitze eingebogen; ♂ Blüten 10—12 mm lang; Zapfenschuppen 1 cm lang.

5. *Widdringtonia* Endl. Gen. Pl. Suppl. II (1842) 25, Syn. Conif. (1847) 31 (*Parolinia* Endl. Gen. Pl. Suppl. I [1840] 1372, non Webb 1840; *Pachylepis* Brongn., in Ann. Sc. Nat. XXX [1833] 189, non Lessing\*); *Callitris* 1. *Pachylepis* [Brongn.] Benth., in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. III [1880] 424; *Callitris* Sect. III *Pachylepis* [Brongn.] Eichl. in Nat. Pfl.-Fam. II. 1. 94).

Wichtigste Literatur: M. T. Masters, Notes on the genus *Widdringtonia*, in Journ. Linn. Soc. XXXVII (1905) 267—274. — Th. R. Sim, The Forests and Forest Flora of the Colony of the Cape of Good Hope (1907) 536—540, T. 147. —

Blüten monözisch (nach einigen Angaben auch diözisch), an kurzen Seitenzweigen terminal. ♂ Blüten klein, oblong, aus wenigen Paaren von Stam. zusammengesetzt; Antherenschuppe aus breit rundlichem Grunde dreieckig-verschmälert, Sporangien (3—) 4 (—5), über den unteren Rand der Antherenschuppe hervorragend. ♀ Blüten mit 4 ungefähr gleichen, abstehenden Carp.; Samenanlagen bis 6—8 am Carp., aufrechte. Carp. später klappig zusammenneigend, am rundlichen jungen Zapfen fest geschlossen, schließlich Zapfen weit klappig aufspringend. Zapfen an verdickten kurzen Seitenzweigen zu mehreren gedrängt, Schuppen an Breite etwas verschieden, dick holzig, am Rücken unterhalb der Spitze mit ± entwickeltem Mucro; Samen dick, eiförmig, mit häutigem Flügel; Kotyledonen 2. — Kleine bis große



Fig. 199. *Widdringtonia juniperoides* (L.) Endl. A Geöffneter Zapfen von der Seite. B Derselbe von oben (um  $\frac{1}{2}$  verkleinert). C Kräftiges Zweiglein (etwas vergr.). (E. P. I. Auf. II. 1. p. 93.)

Bäume mit dekussierten oder auch besonders an kräftigen Zweiglein ± alternierenden Schuppenblättern, junge Pflanzen mit linealisch-nadelförmigen Blättern. — Name nach Capt. Widdrington, † 1856.

5 Arten in Südafrika und im südöstlichen tropischen Afrika. *W. juniperoides* (L.) Endl. (Clanwilliam cypress, Cederboom der Buren), auf den Cedar-Bergen in Südwestkapland, bis 20 m hoch, mit grauer, rissiger Rinde; Schuppenblätter graugrün, dreieckig-eiförmig, oder schmal eiförmig, spitzlich oder stumpflich, am Rücken ± gekielt; Zapfen geschlossen niedergedrückt bis fast kugelig, geöffnet bis 3 cm im Durchmesser, Schuppen bis 2 cm lang, holzig, eiförmig, außen rot-

\*) *Pachylepis* Lessing ist 1832 publiziert; die Gattung ist zweifelhaft und wird von Autoren zu *Rodigia* gebracht; so lange der Sachverhalt nicht völlig aufgeklärt ist, wird *Widdringtonia* am besten beibehalten werden.

braun, runzelig-warzig, unterhalb der Spitze mit abstehendem, etwas zurückgebogenem, dornförmigem, starkem Mucro; Samen an den etwas schmaleren Schuppen 2, an den etwas breiteren 3, schief eiförmig; dick, dunkelgefärbt, mit großer eiförmiger Ansatzstelle und schmalem Flügelrand. — *W. cupressoides* (L.) Endl., von Kapstadt bis Grahamstown, Natal (Drakensbergen); Zwergbäumchen, meist nur 3—4 m, selten bis 5 m hoch; Schuppenblätter dicklich, eiförmig oder lanzettlich-eiförmig, spitz; Zapfen eiförmig, stumpf, geschlossen bis 3 cm lang, Schuppen außen glatter, unterhalb der Spitze mit kleinem Mucro, innen stark gekielt; Samen 7—8 an der Schuppe, eiförmig, dunkelgefärbt, Flügel ± schief einseitig, eiförmig bis fast rechteckig, oben ausgerandet, bis so lang als Same; verwandt *W. dracomontana* Stapf, Natal (Drakensbergen), durch runzelige, dreisamige Zapfenschuppen, kleinere und ringsum gleichmäßig geflügelte Samen ausgezeichnet. — *W. Schwarzii* (Marloth) Masters, im südöstlichen Kapland, Kongagebirge; 15—20 m hoch, in der

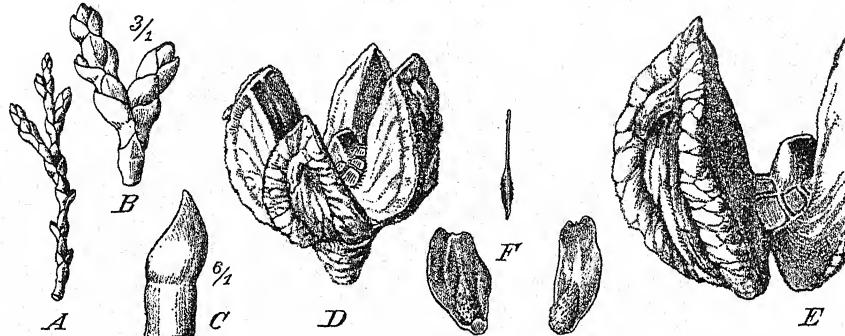


Fig. 200. *Widdringtonia Schwarzii* (Marloth) Masters. A Zweigstück. B Ein solches, 3mal vergr. C Ein Internodium mit Blatt. D Zapfen. E Carp. desselben, vergr. F Same von der Fläche und von der Kante geschen. (Nach Marloth, in Engl. Bot. Jahrb. 1905.)

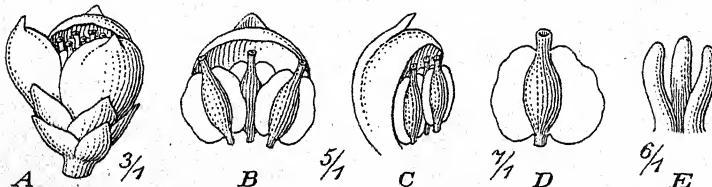


Fig. 201. *Fitzroya cupressoides* (Molina) Johnston. A Junger Fruchtzapfen. B Carpell mit älteren Samenanlagen, von vorn. C Dasselbe von der Seite. D Same. E Columella. (Original.)

Form der Samen sich der *W. cupressoides* nähern, in der Form der Zapfenschuppen der *W. juniperoides* (Fig. 200). — *W. Whytei* Rendle (*W. Mahoni* Masters), im Nyassaland (Milanj) bei 2000—2600 m, dort jetzt fast vernichtet, Rhodesia und Nordtransvaal; Baum, bis gegen 50 m hoch, mit ausgebreiteter Krone, liefert ausgezeichnetes Nutzholz; Blätter fast quadratisch; Zapfen ca. kugelig, bis gegen 2 cm lang, Schuppen am Rücken ± warzig, unterhalb der Spitze mit konischem Mucro; Samen mit seitlich vom Körper des Samens verbreitertem Flügel. — Zweifelhaft *W. Commersonii* (Brongn.) Endl., soll von Mauritius stammen.

6. **Fitzroya** J. D. Hooker ex W. J. Hooker, in Botan. Mag. T. 4616 (1851)\*; Flore des Serres VII (1851—52) 129 (*Cupressellata* Senilis, Pinac. [1866] 60). — Blüten diözisch, an kurzen Zweiglein terminal. ♂ Blüten zylindrisch, Stam. in Dreierwirteln, Filament kurz, Antherenschuppe aufrecht, eiförmig, am Rücken gekielt, unterhalb der Ansatzstelle des Filamentes verlängert, Sporangien 4 neben dem Filament, frei, mit Längsriss aufspringend und später ganz aufklaffend. ♀ Blüten kugelig, Schuppen in Dreierwirteln, einander etwas deckend, am Grunde drei sterile Schuppen, dann drei Carp.\*\*, dann oben

\*) Die Tafel des Bot. Mag., deren Text von W. J. Hooker unterzeichnet ist, während am Schluß der Gattungsbeschreibung bemerkt ist: Hook. f. in Herb. Hook., erschien 1. Nov. 1851; zuerst erwähnt wird *Fitzroya* unter Hookers Namen in einem Artikel von Lindley in Journ. Hort. Soc. London VI (1. Okt. 1851) 264, doch wird dort keine Gattungsdiagnose gegeben, sondern nur die Art in englischer Sprache beschrieben.

\*\*) Bei einem kultivierten Exemplar fand ich auch 2 Kreise fruchtbar, doch nicht an allen Carp. 3 Samenanlagen; es waren im ganzen 15—16 Samenanlagen vorhanden. In der Blüte (ganz

drei pfriemliche oder keulige, kleine, stark harzige, trocken glasige Schuppen; Carp. mit 3 aufrechten Samenanlagen mit röhlig verlängerter Mikropyle. Zapfen im ersten Jahr reifend; Carp. auseinanderweichend, holzig-lederig, im Umfang rundlich-ovovat, am Rücken ungefähr in der Mitte mit breit dreieckigem, spitzlichem, etwas nach oben gerichtetem Mucro; die unteren sterilen Schuppen kürzer, der gerundete Auswuchs erhebt sich nur wenig über die ursprüngliche Spitze des Schuppenblattes; Samen oval, mit vorgezogener Mikropyle und zwei halbmondförmigen Flügeln (mit den Flügeln der Same ca. kreisförmig im Umriß); Kotyledonen 2. — Stark verzweigte Bäume mit Schuppenblättern in Dreierwirzeln. — Name nach Capt. Robert Fitz-Roy, der die Art auf der Reise des Beagle (1831–36) sammelte.

1 Art, *F. cupressoides* (Molina) Johnston\* (*F. patagonica* J. D. Hook.), im südlichen Chile von den Küstengebirgen der Provinz Valdivia etwa bis 43° s. Br.; der spanische Name ist Alerce (Lärche); der Baum erreicht eine Höhe bis zu 55 m und einen Durchmesser bis 5 m (nach Reichen) und bildet größere Bestände, besonders in sumpfigen Niederungen, in höheren Lagen bleibt er niedrig; Zweiglein nicht zusammengedrückt, Blätter gleichartig, in Dreierwirzeln, ± lang schuppenförmig und ± abstehend, oblong bis spatelig-ovovat, kurz spitzlich, unterseits mit zwei eingedrückten, silbergrauen Streifen. Die Alerce ist ein wichtiger Nutzholzbaum.

7. *Dieselma* J. D. Hooker, Fl. Tasman. I (1860) 353, T. 98; Bentham, Fl. Austral. VI (1873) 240. — Blüten diözisch, terminal an kurzen Zweiglein. ♂ Blüten klein, ellipsoidisch; Stam. 6—8 gegenständig, Filament kurz, Antherenschuppe dreieckig-eiförmig, Sporangien 2 getrennt, mit Längsrill geöffnet. ♀ Blüten sehr klein, am Grunde vom obersten etwas vergrößerten Schuppenblattpaar des Zweigleins umgeben, mit 2 Paaren gegenständiger, breit eiförmiger, stumpflicher oder elliptischer, lederiger Schuppen, die ein wenig einander decken, davon nur das obere Paar fertil, diese Carp. am Grunde mit je 2 aufrechten, freien Samenanlagen mit vorgezogener Mikropyle; über den Carp. eine kleine ovale einfache oder zweispaltige, dickliche harzige Columella. Zapfen sehr klein; Schuppen nicht verändert, ohne Rückenspitze, starr, aufrecht; Samen etwas länger als Schuppen, oval, mit 3 Flügeln, von denen einer breiter, halbmondförmig ist, zwei schmäler, einander genähert, öfters der dritte Flügel kaum entwickelt. — Aufrechter, stark verzweigter Strauch mit vierkantigen Zweiglein, Blätter klein schuppenförmig, dekussiert, dicht gestellt, angedrückt, breit rhombisch-dreieckig, stumpf, dick, gekielt. — Name nach dem Autor von  $\delta\sigma =$  zwei und  $\alpha\epsilon\mu\alpha =$  Pfosten, Pfeiler (»standard«), in bezug auf die beiden Carp.

1 Art, *D. Archeri* J. D. Hook., auf Bergen im westlichen Tasmanien, 2—5 m hoch, Zapfen nur etwas über 2 mm im Durchmesser.

8. *Thujopsis* Sieb. et Zucc., Fl. Japon. II (1842) 32, T. 119, 120 (*Platycladus* Spach pr. p., *Thuyopsis*, *Thyiopsis* aut., *Thuya* Sect. *Thuyopsis* Benth. in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. III [1880] 427). — Blüten monözisch. ♂ Blüten terminal, aufrecht, zylindrisch; Stam. dekussiert, in 4 Reihen deckend, Filament sehr kurz, Antherenschuppe breit gerundet, innen am unteren Rande mit 3—5 ellipsoidischen, freien, längs aufspringenden Sporangien. ♀ Blüten an kurzen Zweiglein terminal, am Grunde von deren obersten Schuppenblättern umgeben; Carp. ca. 8—10, die obersten und untersten unfruchtbar, dekussiert, dick, eiförmig, nach oben zu zurückgebogen-abstehend, am Grunde dem Rücken

junge Stadien lagen mir nicht vor) sind die Carp. (3,5—4,5 mm lang) eiförmig, nach unten zu keilförmig, nach oben zu verschmälert und stumpflich, oder bis rundlich und nach oben zu kürzer verschmälert; die Spitze ist noch aufrecht, doch zeigt sich schon ein querverlaufender fleischiger Wulst ungefähr in der Höhe der Spitze der Samenanlagen; dieser Wulst überwächst bei weiterer Entwicklung die Spitze der Schuppe, die dann auf den Rücken herabgedrückt wird (Carp. ca. 5 mm lang).

\*) Vgl. Johnston, in Contr. Gray Herb. Harvard Univ. N. S. 70 (1924) 91. *Pinus cupressoides* Molina 1782 (vgl. bei *Araucaria araucana*), auf welchen Namen sich Johnston bezieht, ist ungenügend charakterisiert (im Gegensatz zu der *Araucaria*, die besser beschrieben ist), nur durch: »*Pinus (Cupressoides) fol. imbricatis acutis*« und durch den Volksnamen Alerce. Philippi (Bot. Zeit. 1864) identifiziert die Art mit *Fitzroya patagonica*, während Sargent (Sylva N. Amer. X [1896] 184) und O. Kuntze (Rev. Gen. III [1898] 375) den Namen Molinas auf *Libocedrus tetragona* (Hook.) Endl. beziehen (*Libocedrus cupressoides* [Molina] Sargent l. c.). Allerdings gibt Endlicher (Syn. [1847] 44), der *Fitzroya* noch nicht kannte, *Pinus cupressoides* Molina als Synonym zu *Libocedrus tetragona*, doch hat Molina sicherlich, worauf auch der spanische Name hinweist, die wichtige *Fitzroya* unter seinem *Pinus cupressoides* verstanden, und es wird am besten sein, den Namen in diesem Sinne festzulegen.

der darüber stehenden Carp. anliegend und hier die Samenanlagen bergend. Samenanlagen 5\*), flaschenförmig, aufrecht. Zapfen mit meist 4—6 fruchtbaren, zur Reife weit klaffenden, paarweise übereinanderstehenden Schuppen, diese dick lederig holzig, aus keilförmiger Basis verbreitert, abgerundet oder mit längerem Fortsatz (der dicken eigentlichen Spitze des Carp.), das oberste Paar zu schmal keilförmiger abgeflachter Columella verwachsen, mit eingekrümmten Spitzen; Samen 5, aufrecht, zusammengedrückt, geflügelt; Kotyledonen 2. — Hohe oder kleinere Bäume, gutes Nutzholz; Äste wirtelig,

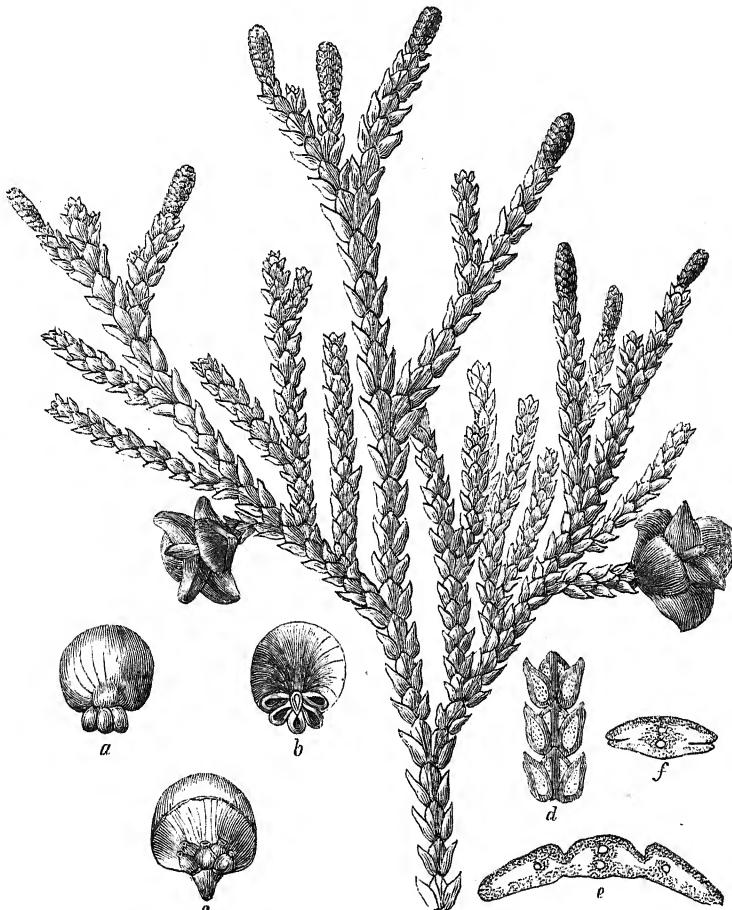


Fig. 202. *Thujopsis dolabrata* (L. f.) S. et Z. a Stam. vom Rücken, b von oben. c Carp. von innen. d Stück eines Zweiges von der Unterseite. f Querschnitt durch denselben, nur 2 Flächenblätter treffend. e Desgleichen, trifft auch 2 Kantenblätter (die kleinen Kreise im Gewebe sind Harzgänge). (Hauptfigur und a—c nach Sieb. und Zucc., Fl. Japon. t. 119, 120, d—f nach dem Leben. Hauptfigur in nat. Größe, die übrigen vergr. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 96.)

Zweige und Zweiglein zahlreich, zweizeilig in einer Ebene ausgebreitet, nur unterseits mit Spaltöffnungsstreifen; Blätter schuppenförmig, lederig, dekussiert, dem Zweig zu einem großen Teil angewachsen, dunkelgrün glänzend, Flächenblätter sich mit den Spitzen berührend, spatelförmig, stumpflich, unterseits neben dem Kiel mit 2 schmalen, silbergrauen Spaltöffnungsstreifen, Kantenblätter mit deutlichen Zwischenräumen zwischeneinander, stark längs zusammengedrückt, gekielt, sichelförmig-lanzettlich, auf dem nach der Zweig-

\*) Die Zahl der Samenanlagen und Samen wird überall mit 5 (4—5) angegeben; ich fand an Gartenexemplaren und auch an einem Exemplar aus Japan 2—3 Samenanlagen und am obersten Quirl nur 1 Samenanlage.

unterseite gewandten Teil mit breitem, zentralem, silbergrauem Spaltöffnungsstreifen. — Der Name bedeutet *thuja*-ähnlich.

Nur 1 Art, *Th. dolabrata* (L.f.) Sieb. et Zucc., in Japan. Es werden 2 Varietäten unterschieden: Var. *australis* Henry, im mittleren und südlichen Nippon, bei 1100—1800 m; kleinerer Baum, 10 bis 16 m hoch, Zapfen bis 1,5 cm lang, Schuppen stark verdickt, am Ende des keilförmigen unteren Teiles mit etwas wulstigem Querkiel und dann in einen dreieckigen, ± langen Fortsatz, der an dem unteren Schuppen zurückgekrümmt, an dem oberen schmaleren Schuppen aufrecht oder am Ende etwas hakig ist, ausgehend. Diese Varietät ist meist in Europa in Kultur, oft als buschiger Strauch, in Mitteleuropa winterhart; 1853 nach Leiden und dann wieder 1859 nach England eingeführt; eine charakteristische dichtverzweigte Zwergform ist *f. nana*. Var. *Hondai* Makino, die nördlichere Form, im mittleren und nördlichen Nippon, öfters waldbildend; bis 30 m hoch, Zapfen durchschnittlich etwas länger, die Schuppen am oberen Ende abgerundet, mit ganz kurzem, eingekrümmtem Fortsatz.

**Fossile Arten** (R. K r ä u s e l): Mehrfach sind Reste aus dem Tertiär hierher gestellt worden. Da es sich aber stets nur um sterile Zweige handelt, können sie wie viele andere im besten Falle als »nicht näher bestimmbar Cupressaceen« bezeichnet werden.

9. *Thuja* L. Spec. Pl. (1753) 1002 (*Thuya*, *Thyia*, *Thya* aut.). — Blüten monözisch. ♂ Blüten an kurzen Zweiglein terminal; Stam. in geringerer Zahl dekussiert, Filament kurz, Antherenschuppe breit, nach unten zu über die Insertion des Filamentes verlängert und die Sporangien teilweise deckend; Sporangien 4 neben dem Filament auf der Innenseite der Schuppe, schräg gerichtet, frei, mit Längsspalte geöffnet. ♀ Blüten terminal mit einigen dekussierten Schuppenpaaren, von denen 2—3 Paare Carp. sind und 1—2 (bis 3) aufrechte, freie Samenanlagen tragen. Zapfen klein (jünger bei *Th. orientalis* etwas fleischig), Schuppen ± klaffend, übereinanderfallend, meist mit den Rändern etwas übereinandergreifend, lederig bis holzig, die Spitze kaum oder wenig auf den Rücken verschoben, einen meist nur sehr kleinen, selten (*Th. orientalis*) größeren und hakig gekrümmten Muco bildend. Samen geflügelt oder ungeflügelt. — Bäume oder auch Sträucher, reich verzweigt; Zweiglein ± abgeflacht, dicht mit dekussierten Schuppenblättern bedeckt. — Der Name *θυρ* oder *θυν* wurde im Altertum für ein wohlriechendes Holz zu Opfern gebraucht (vielleicht *Callitris*?). — Typische Art *Th. occidentalis* L.

6 Arten, in Ostasien und Nordamerika heimisch, durch die Kultur weitverbreitet.

A. UnterGatt. *Euthuja* (*Thujae verae* Don; Sekt. *Euthuya* und *Macrothuya* Benth., Sekt. *Euthuja* Eichl.; Sekt. *Euthuja* Koehne). Samen geflügelt, Carp. nur wenig verdickt. — Aa. Färbung der Oberseite und Unterseite der Zweiglein nicht stark verschieden; Flächenblätter mit hervortretend ovaler Drüse. *Th. occidentalis* L. (Lebensbaum, Arbor vitae, White Cedar), östliches Nordamerika, Kanada, nordöstliche Vereinigte Staaten, durch die Alleghanies bis Virginia, im Norden auf feuchtem und sumpfigem Boden gesellig, im Süden des Gebietes seltener; in Europa in vielen Formen kultiviert, schon 1545 eingeführt; Holz gelbgrün, dauerhaft; Baum bis 20 m hoch, Stamm oft geteilt, Äste aufwärts gebogen, Krone schmal, Zweiglein zuerst hell gelbgrün, später dunkler; Flächenblätter breit dreieckig, spitz, Kantenblätter auf dem Rücken abgerundet; Zapfen im Herbst reifend und die Samen entlassend, aber bis zum Frühjahr bleibend, bis 12 mm lang, schlank, braungelb, Schuppen lederig, nur wenig klaffend, dicht unter dem Ende mit kleinem Spitzchen; der Zapfen wird von mehreren Schuppenpaaren gebildet, Schuppen des untersten Paars steril, anliegend, klein oder auch  $\frac{1}{3}$  bis fast  $\frac{1}{2}$  des Zapfens erreichend, linealisch, Schuppen des zweiten Paars oblong, konkav, mit je 2 Samen, Schuppen des dritten Paars schmaler, keilförmig, mit je 2 Samen, dann folgt ein Paar schmaler, steriler, nach unten zu verwachsener Schuppen, das mit einem obersten pfriemlichen Fortsatz eine Columella bildet; von diesem Schema kommen vielfach Abweichungen vor, es kann nur 1 Paar fertiler Schuppen vorhanden sein, oder das obere Paar hat nur je einen Samen, oder der pfriemliche Fortsatz fehlt; Samen mit ziemlich schmalem häutigem Flügel, der oben und unten ausgerandet ist. Jugendform: *f. ericoides*, buschige Pflanzen mit schmal linealischen, bis 8 mm langen Blättern. Übergangsform: *f. Ellwangeriana*, unter den zahlreichen Wuchs- und Farbenspielarten seien erwähnt: *f. plicata* Don (*Th. gigantea* Nutt.), nordwestliches Nordamerika, Süd-Alaska, Britisch-Kolumbien, Oregon, Washington, kalifornische Küstenregion, 1853 von L o b b nach Europa eingeführt, in Deutschland winterhart; Riesenbaum mit breiter Stammbasis, bis 70 m hoch, Blätter eiförmig, spitz; Zapfen bis 1,5 cm lang, mit meist 3 Paaren fertiler Schuppen und 2 oder auch häufig 3 Samen entweder an allen oder einem Teil der Schuppen (also Samen bis 18 im Zapfen), Schuppen des untersten fertilen Paars oblong, der oberen keilförmig, Columella keilförmig, aus 2 Schuppenpaaren gebildet, am Grunde des Zapfens ein Paar steriler,

nur 2–3 mm langer Schuppen. **Ac.** Zweiglein blaßgrün, nicht stark zusammengedrückt, Blätter mit ovalen Drüsen; Samen von der Länge des Carp. *Th. Standishii* (Gord.) Carr. (*Thuja japonica* Maxim.), in Gebirgen von Hondo, Japan; Kurobi, Nezuko jap.; 12–16 m hoch, mit dichter, pyramidaler Krone; Flächenblätter stumpflich, Kantenblätter wenig gekielt, mit der Spitze eingebogen. **Ad.** Zweiglein glänzend grün, stark zusammengedrückt, Flächenblätter mit erhabener Linie, Drüse undeutlich. *Th. sutchuenensis* Franch., in Zentralchina, Szechuan; Blätter sehr klein, Kantenblätter stark gekielt, an der Spitze etwas gebogen. **Ae.** Zweiglein stark zusammengedrückt, oberseits hellgrün, unterseits graugrün, Blätter mit Drüse. *Th. koraiensis* Nakai, auf Bergen von Korea; kleiner Baum oder Strauch; Zapfenschuppen dünn.

**B.** UnterGatt. *Biota* Don (*Thuja* 2. *Biota* Don; *Biota* Don ex Endl. Syn. [1847] 46. als Gattung; *Platycladus* Spach, Hist. Nat. Vég. Phanér. XI [1842] 333). Samen ungeflügelt, junger Zapfen fast fleischig. *Th. orientalis* L. (*Biota orientalis* [L.] Endl.), heimisch in Nordostchina, Mandschurei, Korea, durch die Kultur weit verbreitet, 1752 nach Europa eingeführt; 5–10 m hoch, stark verzweigt, von ovalen oder kegelförmigem Wuchs, Holz dauerhaft, rötlich, Zweige

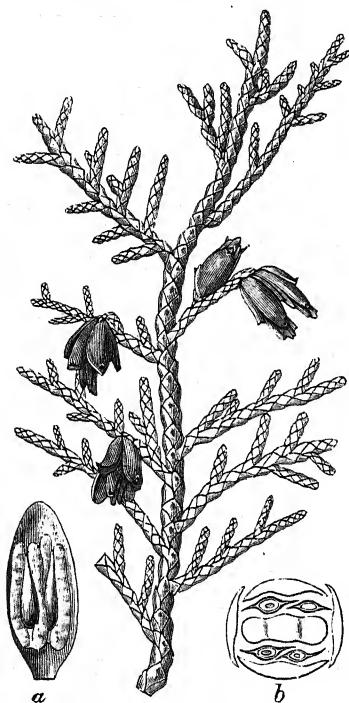


Fig. 203. *Thuja plicata* Don, Fruchtzweig. *a* Fruchtblatt mit den Samen von innen. *b* Zapfen im Querschnitt, von den Samen nur die des oberen Fruchtblattpaars getroffen, in der Mitte die »Columella«, auch das unterste sterile Fruchtblattpaar wurde vom Schnitt nicht berührt. Nach dem Leben, *a* und *b* etwas vergr. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 98.)

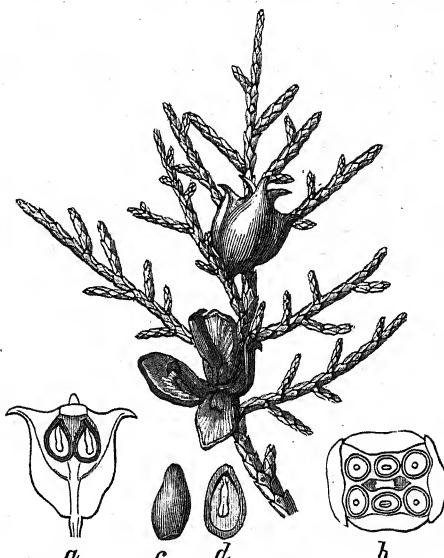


Fig. 204. *Thuja orientalis* L., Zweig mit 1 geschlossenen und 1 offenen Frucht. *a* Längsschnitt des Zapfens, geführt durch das 1samige Fruchtblattpaar. *b* Querschnitt der Frucht. *c* Same. *d* Längsschnitt desselben. *b* wenig, *c*, *d* mehr vergr., *a* und der Fruchtzweig in nat. Größe. Nach dem Leben. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 98.)

in senkrechter Ebene verzweigt, Zweiglein auf beiden Seiten gleich; Blätter dick, spitzlich, die Kantenblätter zusammengedrückt-gekielt, die Flächenblätter eiförmig-rhombisch, auf dem Rücken gefurcht, die Kantenblätter überragend; ♀ Blüte mit 3 Schuppenpaaren, das unterste Paar mit je 2, das mittlere mit je 1 Samenanlage, das oberste Paar steril, eine Columella bildend, gelegentlich 2 Samenanlagen bei jedem Paar und 2 Paar steriler Schuppen am Ende; Zapfen 1,5 cm lang, anfangs fleischig, bläulichgrün, dann austrocknend, braun, die Schuppen holzig, sperrend, Spitzen der Carp. auf den Rücken herabgerückt, dick, hakig gekrümmt, oberste sterile Schuppen auseinanderweichend; Samen eiförmig-ellipsoidisch, drehrund, ungeflügelt, mit großem Hilumfleck, Schale krustig. Jugendform: *Retinospora juniperoides* Carr., buschig, nadelförmige Blätter starr, spitzig, abstehend; unter den zahlreichen kultivierten Formen bemerkenswert: *f. pendula* (*Cupressus pendula* Thunb., *Thuja pendula* Lamb., *Biota pendula* Endl., *Itchiba* jap.), mit verlängerten, dünnen, hängenden Zweigen, Spitze der Blätter abstehend; *f. pyramidalis* von breit säulenförmigem Wuchs.

**Fossile Arten** (R. K r ä u s e l): Von den hierher gestellten Fossilien verdient nur *Th. occidentalis thuringiaca* v. Schlechtendahl aus dem unteren Diluvium von Weimar Erwähnung, vielleicht noch *Biota orientalis succinea* Goepp. aus dem Bernstein. Das Holz von *Th. orientalis* findet sich

auch in der Braunkohle von Bonn. Dagegen sind die schon aus dem Jura bekannten *Thuites*-zweige durchweg unsicher.

10. **Libocedrus** Endl., Syn. Conif. (1847) 42. — Blüten monözisch, an kurzen Zweiglein terminal. ♂ Blüten oft nur mit geringer Zahl von Stam., diese dekussiert oder spiralig angeordnet; Filament kurz, Antherenschuppe aufrecht, breitgerundet, nach oben zu wenig verschmälert, nach unten zu beträchtlich über die Insertion des Filamentes hinaus verlängert und die Sporangien deckend; Sporangien 4 neben dem Stiele auf der Innenseite der Schuppe befestigt, voneinander frei, mit breiten Spalten geöffnet. ♀ Blüten\*) am Grunde von einigen Paaren kleiner gedrängter Schuppenblätter umgeben, fertile Carp. 2 mit je 2 Samenanlagen, abstehend, darunter ein Paar steriler Schuppen, darüber ein kurzer Achsenfortsatz oder 2 Paare steriler Schuppen, die später zu einer flachen Platte von der Länge der Carp. verwachsen. Zapfen im Blütejahr reifend, klappig geöffnet; Schuppen holzig-lederig, flach, im Umriß oval oder oblong, mit kurzem Mucro oder längerem Dorn

\*) Die jüngere Blüte von *L. macrolepis* (2–3 mm lang) zeigt folgendes Verhalten. Die Paare der Schuppenblätter stehen fast in gleicher Höhe, bemerkliche Internodien werden zwischen ihnen nicht ausgebildet. Am Grunde beginnt die Blüte (abgeschenkt von den kleinen Schuppenblättern der Basis, die sich auch am Zapfen nur schwach vergrößern und bei dessen Aufbau keine Rolle spielen) mit einem sterilen Schuppenpaar; die Schuppen sind lederig, flach abstehend, rundlich-eiförmig und zeigen unterhalb der Spitze einen Anschwellung. Sie erreichen am Zapfen bei den verschiedenen Arten eine verschiedene Länge; sie bleiben z. B. bei unserer Art und bei *L. decurrens* verhältnismäßig klein (ca.  $\frac{1}{3}$  der Carp., vgl. Fig. 206 Hauptfigur), bei anderen Arten werden sie bis  $\frac{2}{3}$  so lang als die Carp. (z. B. *L. plumosa*, Fig. 206 d). Dann folgt dekussiert das Paar der Carp.; diese stehen auch von der Achse ab, ihre Spitze ist etwas zurückgebogen; sie sind sehr dick fleischig, im Umriß eiförmig-elliptisch; dem eigentlichen, in die Spitze ausgehenden Carp. sitzt innen, fest mit ihm verwachsen, eine fleischige Platte auf, die in der Höhe des oberen Randes des Carp. einen dicken, oben gerundeten Wulst bildet und nach unten zu etwas konkav ist; wird das Carp. älter, so wächst dieser Wulst über die Spitze des Carp. empor und drückt sie rückwärts; die Spitze steht dann als kurzer Mucro (*L. decurrens*) oder als langer Dorn auf dem Rücken des Carp.; die Erhebung über die Spitze ist nur eine geringe bei *L. decurrens* (vgl. Fig. 206) und *L. macrolepis*, bei anderen Arten aber wird sie durch bedeutendes Wachstum zu einer flachen, dicken, oben gerundeten Platte, die am Zapfen mit dem unteren Teil des Carp. eine einheitliche oblonge Form annimmt, wobei dann der Dorn tief am Rücken der Schuppe sitzt (Fig. 205). Es ist nicht zweifelhaft, daß in diesem Wulst ein Homologon der Fruchtschuppe ähnlich wie etwa unter den Taxodiaceen bei *Sciadopitys* vorliegt; er ist schon zur Blütezeit vorhanden und wächst später ± heran. Seine biologische Bedeutung liegt in dem Verschluß des Zapfens, die beiden Carp. liegen flach aufeinander (resp. auf der aus dem 3. und 4. Schuppenpaar gebildeten Platte, vgl. *L. decurrens*, Fig. 206) und weichen erst bei der Reife auseinander. L. S. Gibbs (Contrib. Phytogeogr. and Flora Arfak Mountains [1917] 87) beschreibt für *Libocedrus arfakensis* jüngere Stadien der Blüte und gibt an, daß die beiden Carp. (fertile bracts) zur Zeit der Bestäubung nicht modifiziert sind, und daß dann eine Anschwellung zwischen den Carp. erscheint. »This swelling gradually develops into 2 ovate-elongate projections which displace the apices of the bracts, and it is these secondary projections which open to deliberate the ovules . . .«. Dazu ist zu bemerken, daß die Anschwellung schon in jungem Stadium (wie auch die Figur von Miss Gibbs zeigt) vorhanden ist.

Am Grunde der Carp. stehen in kleinen Gruben rechts und links die flaschenförmigen Samenanlagen mit zweilippiger Mikropyle. Die Flügel werden bald entwickelt und zeigen die Ungleichheit, der größere Flügel steht nach innen zu. Bei *L. decurrens* und *L. macrolepis* ist der kleinere Flügel immerhin gut entwickelt, mit dem größeren verwachsen und doppelt so lang als der Same, bei den anderen Arten ist auf der einen Seite des Samens nur ein schmaler Hautrand vorhanden.

Bei den Arten von *Eulibocedrus* sind nun über den beiden Carp. keine Schuppen weiter entwickelt, es zeigt sich zwischen den Carp. nur ein kleiner harzreicher, zylindrischer Achsenfortsatz, der ein Rudiment eines Schuppenpaares darstellt. Anders dagegen bei *L. decurrens* und *L. macrolepis*, bei denen noch zwei Schuppenpaares über den Carp. stehen. Diese beiden Schuppenpaare sind an dem reifen Zapfen zu einer flachen, lederig-dicken, ovalen Platte von der Form und Länge der Carp. verwachsen, die zwischen den Carp. wie eine Scheidewand steht und bei der Reife, wenn die Carp. sich zurückbiegen, aufrecht stehen bleibt (vgl. Fig. 206 *L. decurrens*). Seitlich sieht man die beiden Spitzen der auf die Carp. folgenden, stark von der Seite zusammengedrückten Schuppen und oben in der Mitte die beiden Spitzen des folgenden Paars. Es ist auch bei jüngeren Zapfen noch möglich, die Schuppen voneinander zu trennen, die beiden seitlichen sind halbmondförmig, die beiden mittleren bilden vereint einen schmalen Gewebestreifen. An jüngeren Blüten von *L. macrolepis* zeigten sich die auf die Carp. folgenden Schuppen noch getrennt, schwächer zusammengedrückt, dickfleischig, ungefähr spatelig, kurz gespitzt, während das letzte Paar schmal und verwachsen ist.

(der eigentlichen Spitze des Schuppenblattes) am Rücken; Samen 3—4 im Zapfen entwickelt, lanzettlich im Umfang, mit Harzlücken in der Schale, mit ungleichen Flügeln (oft auf der einen Seite nur mit schmalem Hautrand), der größere Flügel stark nach oben verlängert; Kotyledonen 2. — Bäume, Zweige vierkantig oder zusammengedrückt; Blätter schuppenförmig, dekussiert, selten alle gleich, meist die Kantenblätter zusammengedrückt. Name von *λύπος* = Tropfen, Träne oder *λύπας* = Naß, Quell und *ζέδος* = Zeder, von zweifelhafter Beziehung; von *Endlicher*, der den Namen gab, wird die Bildung nicht erklärt. — Typische Art: *L. plumosa* (Don) Sargent (*L. Doniana* Endl.).

9 Arten in Kalifornien, im südlichen Chile, in China, auf Neuseeland, Neukaledonien und auf Neuguinea und den Molukken.

Untergatt. *Heyderia* (K. Koch, Dendr. II. 2 [1873] 177 als Gattung, Typus: *H. decurrens* [Torr.] Koch; *Calocedrus* Kurz in Journ. of Bot. XI [1873] 196 T. 133, Typus: *C. macrolepis* Kurz). Zweiglein abgeflacht, Schuppenblätter lang schmal herablaufend, die Flächenblätter bis zum Grunde zwischen den Kantenblättern in der Fläche sichtbar, letztere also nicht in der Fläche zusammenstoßend; 2 Schuppenpaare am Zapfen über den Carp. zu einer flachen Platte zwischen diesen vereint; Samen mit 2 ungleichen verwachsenen Flügeln, aber auch der kleinere Flügel gut entwickelt.

A. Oberseite und Unterseite der Zweiglein nicht verschieden. *L. decurrens* Torrey (Incense Cedar), in Oregon, Kalifornien (Sierra Nevada und Küstengebirge), Niederkalifornien, mehr vereinzelt vorkommend, nicht waldbildend, in Mitteleuropa winterhart; Baum bis 50 m hoch mit schmaler Krone, Zweige unregelmäßig verzweigt; Blätter spitz, lanzettlich, mit kurzer freier Spitze und lang herablaufend (3 bis 6—7 mm); Zapfen bis 25 mm lang, die sterilen Schuppen unter den Carp. kurz oder bis 15 mm lang, Mucro der Schuppen kurz, nahe dem Carpellende; längerer Samenflügel bis 20 mm lang.

B. Oberseite und Unterseite der abgeflachten Zweiglein verschieden, Blätter auf der Zweigoberseite kaum, auf der Zweigunterseite stark gefurcht; die Zweiglein, die an ihrem Ende ♂ oder ♀ Blüten tragen, rundlich, nicht abgeflacht, mit kleineren, kürzeren, breiteren gedrängt imbrikaten Schuppenblättern. *L. macrolepis* (Kurz) Benth. in China, Yünnan und auf Formosa; Zapfen 2 cm lang, steriles Schuppenpaar unter den Carp. kurz.

Untergatt. *Eulibocedrus* Pilger. Zweiglein selten vierkantig, mit gleichen oder fast gleichen Blättern; meist Zweiglein abgeflacht, Kantenblätter und Flächenblätter verschieden und dabei erstere zwischen den letzteren in der Fläche des Zweigleins zusammenstoßend, Flächenblätter dadurch ± lang voneinander getrennt, Zweige meist durch die kurzen, in eine Ebene gestellten letzten Zweiglein einem Fiederblatt gleichend; Zapfenschuppen über den Carp. 0 oder nur durch kleinen Achsenfortsatz angedeutet, Zapfenschuppen daher nur in 2 Paaren, das obere fruchtbar; der kleinere Samenflügel auf einen schmalen Hautrand reduziert.

A. Zweiglein vierkantig. *Libocedrus uvifera* (Don) Pilger (*Juniperus uvifera* Don, *L. tetragona* [Hook.] Endl., *L. cupressoides* Sargent, non *Pinus cupressoides* Molina, vgl. Anmerkung bei *Fitzroya cupressoides*), im südlichen Chile von Valdivia an südlich, bis nach Feuerland; Baum bis 30 m hoch, im südlichen Teil des Gebietes auch buschig wachsend, Blätter vierreihig-imbrikat, alle gleich, dick, schmal eiförmig, stumpflich, gekielt, angedrückt oder ± abstehend, oberseits konkav, bis auf den Rand von Spaltöffnungsreihen silbergrau; untere sterile Zapfenschuppen bis  $\frac{2}{3}$  der Carp. lang, Zapfenschuppen ungefähr in der Mitte des Rückens mit pfriemlichem Dorn, der gebogen aufwärts gerichtet ist und bis zum oberen Ende der Schuppe reicht oder diese noch überragt. — *L. Bidwillii* Hook. f. auf Neuseeland (Kaikawaka); Baum 15—20 m hoch, schmal konisch; Kantenblätter und Flächenblätter kaum verschieden, spitz; Zapfen ähnlich wie bei *L. plumosa*.

B. Zweiglein abgeflacht, Kantenblätter und Flächenblätter stark verschieden. — Ba. Zapfenschuppen mit kurzem, stumpfem Mucro dicht unter dem oberen Rande. *L. chilensis* (Don) Endl., in Chile von  $34\frac{1}{2}^{\circ}$  (1500—1600 m) südlich ca. bis  $44^{\circ}$ , auch noch in das angrenzende Gebiet von Argentinien hinaufgehend; Flächenblätter sehr klein, rhombisch-eiförmig, gekielt, Kantenblätter stumpflich, dick, beiderseits mit grauer Furche; Zapfen 12—15 mm lang; ♂ Blüten 3 mm lang, ca. 10 Stam., Antherenschuppe eiförmig, verschmälert. — Bb. Mucro oder langer Dorn der Zapfenschuppen tief am Rücken. — Bba. Zapfenschuppen mit langem Dorn. *L. plumosa* (Don) Sargent (*L. Doniana* [Hook.] Endl., *Thuja Doniana* Hook.), auf Neuseeland; bis 30 m hoch, mit konischer Krone, Borken in langen, dünnen Schuppen abblätternd, liefert hochwertiges Nutzholz; kleine Zweiglein an den Leittrieben zahlreich in einer Ebene, kurz, so daß der junge Zweig das Aussehen eines Fiederblattes gewinnt; Flächenblätter breit, rhombisch, kaum gespitzt, Kantenblätter dick, stumpflich, ca. halboval von oben, an der Oberseite des Zweigleins glatt, an der Unterseite gefurcht; Carp. auf dem Rücken ungefähr zur Mitte mit pfriemlichem Dorn, der so lang wie der

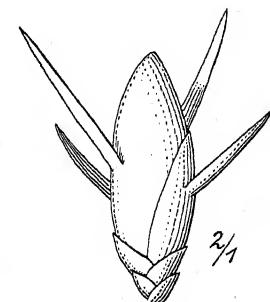


Fig. 205. *Libocedrus austrocaledonica* Brongn. et Gris. Junger Fruchtzapfen. (Original.)

stumpf gerundete Fortsatz des Carp. ist. — *L. austrocaledonica* Brongn. et Gris, auf Neukaledonien, Zweiglein stark zusammengedrückt, Zweig fiederblattähnlich, Blätter stumpf, Kantenblätter mit eingekrümmtem Ende, auf der Zweigunterseite mit breiter Spaltöffnungsfurche; Carp. mit tief am Rücken entspringendem, bis 1 cm langem, pfriemlichem Dorn. — *Bbβ*. Zapfenschuppen mit kürzerem, stumpfem Mucro. *L. papuana* F. Müll., Gebirge von Neuguinea (Molukken, Batjan? Vielleicht eigene Art); Zweiglein stark zusammengedrückt, Blätter etwas stumpflich, Kantenblätter an der Zweigoberseite glatt, an der Unterseite mit breiter Spaltöffnungsfurche; ♂ Blüten mit spiralfig

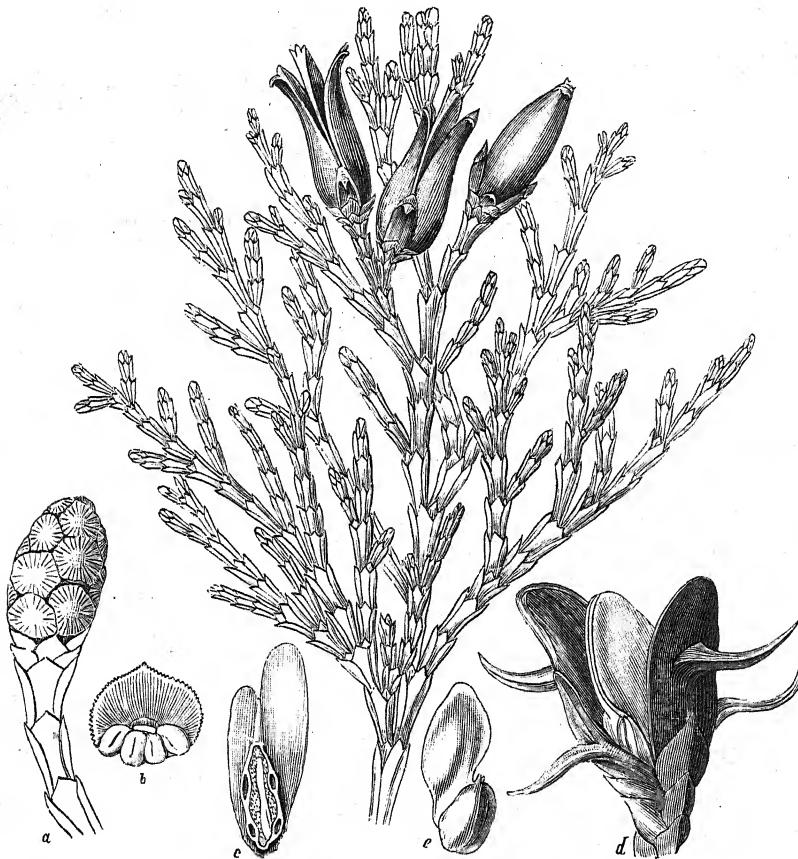


Fig. 206. Hauptfigur und a—c *Libocedrus decurrens* Torr. a ♂ Blüte. b Stam. von innen. c Same im Längsschnitt. — d—e *L. plumosa* (Dom) Sargent. d Zapfen, zwischen den beiden klaffenden Carpellen die Samen sichtbar. e Same. (Hauptfigur und a—c nach Torrey, Pl. Fremont. T. 3; d, e nach Hooker, London Journ. I, T. 17; E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 97. Hauptfigur in nat. Größe, a, b, d vergr.)

gestellten Staubblättern. — Verwandt *L. torricellensis* Schlechter und *L. arfakensis* Gibbs von den Gebirgen Neuguineas.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): Sehr häufig finden sich im Tertiär der Nordhalbkugel die charakteristischen Zweige von *L. salicornoides* Unger. Der anatomische Bau der Nadeln weicht von dem der lebenden Arten ab. Weniger gute Reste sind auch aus der Oberen Kreide bekannt.

**11. *Fokienia*** A. Henry et H. H. Thomas, in Gard. Chron. XLIX (1911) 66. — ♂ Blüten? ♀ Blüten terminal, mit 6—8 Paaren dekussierter, gerundeter Carp.; Samenanlagen 2, aufrecht, mit breiter Mikropyle. Zapfen im zweiten Jahr reifend, mit kurzem, schuppigem Stiel, ca. kugelig, Zapfenschuppen 12—16 holzig, schließlich auseinanderweichend, von außen schildförmig, nach der Basis zu keilförmig verschmäler, Schild oblong, konkav, mit einer kurzen Spitze im Zentrum; Samen 2 am Carp., im Umriß dreieckig-eiförmig, spitzlich, am Grunde abgeflacht, mit breitem Hilum, Harzdrüsen 2 lang, Flügel 2 seitlich,

groß, ungleich groß. — Bäume mit dekussierten Schuppenblättern. — Name nach der Provinz Fokien, China. — Typische Art *F. Hodginsii* (Dunn) Henry et Thomas. —

3 Arten in China. *F. Hodginsii* (Dunn) Henry et Thomas, in Fokien; Baum bis 13 m hoch; Zweige in einer Ebene verzweigt, abgeflacht; Blätter spitz, Flächenblätter aus breit dreieckigem oberen Teil lang keilförmig nach unten verschmälert, bis zum Grunde zwischen den Kantenblättern in der Fläche sichtbar, Kantenblätter stark zusammengedrückt, in den Hälften ca. oblong-lanzettlich, untersseits mit breiten Spaltöffnungsstreifen; an jungen Pflanzen Blätter breiter und scharf gespitzt; Zapfen 1,5–2 cm lang. — *F. Maclarei* Merill in Fokien, soll sich durch kürzere Blätter und stumpfere

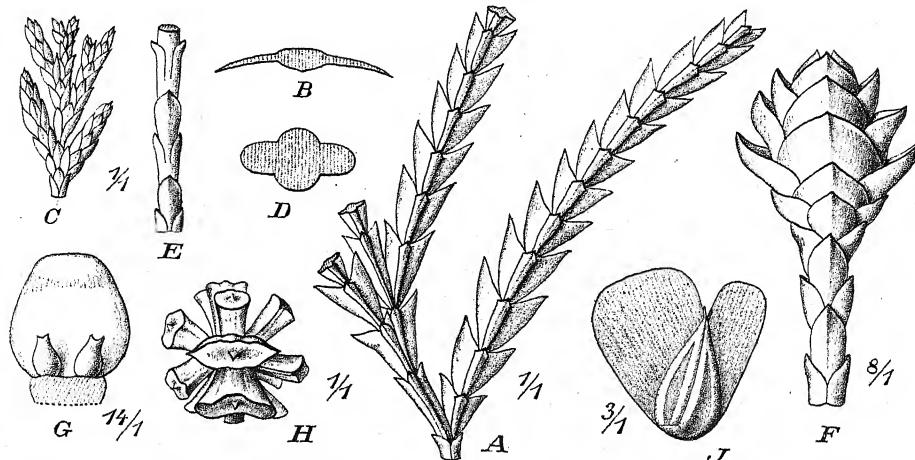


Fig. 207. *Fokienia Hodginsii*. A Zweig mit Jugendblättern. B Querschnitt. C Beblätterter Zweig. D Querschnitt. E Hauptachse einer jungen Pflanze, die Verlängerung der Internodien zeigend. F ♀ Blüte. G Carpell mit Samenanlagen. H Reifer geöffneter Zapfen. J Same. (Nach Gard. Chron.; E. P. 1. Aufl. Erg.-Heft III. p. 5.)

Kantenblätter unterscheiden. — *F. Kawaii* Hayata in Yünnan, an der Grenze von Tonkin, in der Samen- und Samenflügelform verschieden.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): Zu *F. Kawaii* Hay. werden von Colani (Bull. Serv. géol. Indochine 8, 1 [1920], 397) Holzreste aus dem Tertiär von Hinterindien gestellt.

#### Unterfam. II. **Cupressoideae** Pilger.

(*Cupressineae* § *Cupressineae verae* Endl. l. c. 6. — *Cupressineae-Cupressinae* Eichl. l. c. — *Cupressoideae-Cupresseae* Aschers. u. Graebn. l. c. — *Cupressaceae-Cupresseae* Neger l. c.).

12. **Cupressus** L. Spec. Plant. (1753) 1002, Gen. Pl. [ed. 1. (1737) 294], ed. 5 (1754) 435 (*Cupressus* Erste Gruppe *Eucupressus* K. Koch, Dendr. II. 2. [1873] 145). —

**Wichtigste spezielle Literatur:** M. T. Masters, A General View of the Genus *Cupressus*, in Journ. Linn. Soc. XXXI (1896) 312–363. — A. Camus, Les Cyprès (Genre *Cupressus*), Encycl. Écon. de Sylviculture II (Paris 1914). — W. L. Jepson, The Silva of California (1910) 153–161. —

Blüten monözisch. ♂ Blüten klein, terminal, länglich eiförmig bis zylindrisch; Stam. mit kurzem Stiel und schildförmiger Antherenschuppe, Sporangien 3–5 am Grunde auf der Unterseite, längs aufspringend, die Längsrissme ist zu Löchern erweitert. ♀ Blüten mit mehreren gekreuzten Paaren von Carp., die am Grunde ± zahlreiche aufrechte Samenanlagen tragen. Zapfen ungefähr kugelig, holzig, im folgenden Jahr reifend, bis zur Reife fest geschlossen, durch Auseinanderweichen der Schuppen geöffnet; Schuppen nach außen aus stielförmiger Basis schildförmig verbreitert, gegeneinander kantig abgeplattet; Samen ± zahlreich, zusammengedrückt, ± geflügelt; Kotyledonen 2 (*C. funebris*, *C. semper-virens*) oder 3–4(–5). — Sträucher oder meist Bäume, meist mit verlängerter Krone, Äste reichlich verzweigt, die letzten zahlreichen kurzen Zweiglein allseitig gerichtet oder mehr in einer Ebene stehend, gleichzeitig etwas kantig oder seltener zusammengedrückt; Primärblätter nadelförmig, schwach herablaufend, abstehend, allmählich in die Folgeblätter übergehend, diese schließlich klein, schuppenförmig, deckend, herablaufend, anliegend oder nur wenig mit der Spitze vom Zweig abgebogen, auf dem Rücken konvex

und mit einer Drüse versehen, alle gleich oder bei abgeplatteten Zweiglein die seitlichen etwas von den vorderen und hinteren verschieden. — *Cupressus* schon im Altertum Name für die Cypresse. — Typische Art: *C. sempervirens* L. —

Ca. 12 Arten im westlichen Nordamerika und in Asien, bis zum östlichen Mediterrangebiet, z. T. durch alte Kultur weit verbreitet.

**A.** Zapfen groß, bis 4 cm lang. — **Aa.** Zapfen graubraun. *C. sempervirens* L., Cypresse, in den Gebirgen des östlichen Mediterrangebietes heimisch (Persien, Syrien, Kreta, Cypern usw.), schon im Altertum nach Italien eingeführt und jetzt im westlichen Mediterrangebiet vielfach eingebürgert, auch in Süddeutschland an günstigen Standorten noch winterhart; 15—20, manchmal bis über 30 m hoch; Pfahlwurzel mit weit sich erstreckenden Seitenwurzeln; Borke des Stammes dünn, grau, längsrissig; nach der Tracht werden zwei Varietäten unterschieden: 1. var. *horizontalis* (Mill.) Aiton, Krone breit kegelförmig, Äste horizontal abstehend, die in der Heimat der Art ge-



Fig. 208. *Cupressus macrocarpa* Gordon. Californien, Monterey-Bay. (Nach Harshberger, in Engler-Drude, Vegetation der Erde XIII.)

wöhnliche, aber wenig angepflanzte Form, 2. var. *stricta* Aiton (var. *pyramidalis* Nym., *C. fastigiata* DC.), Krone spitz kegelförmig, schmal, Äste aufstrebend, die gewöhnlich angepflanzte, vorzugsweise als Cypresse bekannte Form; Holz gelbrot mit braunem Kern, fest und hart; Zweiglein schwach vierkantig, nach allen Seiten gerichtet; Blätter schmal, größtenteils dem Zweig angewachsen, dunkelgraugrün, mit eingedrückter ovaler Harzdrüse auf dem Rücken, an den kleinen Zweiglein dreieckig stumpflich, fest angedrückt, am Rande etwas gezähnelt; früh blühbar; ♂ Blüten mit ca. 10 Paaren von Stamen; ♀ Blüten rundlich, 5—6 mm im Durchmesser, Carp. meist in 4—5 (3—7) Paaren; Zapfen (2—)3—4 cm lang, Schilder 5—6-eckig, mit etwas gewölbter und gerunzelter Oberfläche mit stumpfem Mucro; Samen 8—20 am Carp., glänzend rotbraun, 4—6 mm lang. — Verwandt *C. Duclouxiana* Hickel in China, Yünnan. — **Ab.** Zapfen glänzend rotbraun. *C. macrocarpa* Gordon (*C. Lambertiana* Carr., *C. Hartwegii* Carr.), von ganz beschränkter Verbreitung an der Küste von Kalifornien südlich der Monterey-Bai (Cypress Point), oft schöne einzelne Exemplare an der Meeresküste; Baum bis über 20 m hoch, Borke schuppig, dunkelbraun, später bis fast weiß; Zweiglein steif, nach allen Seiten gerichtet, etwas kantig; Blätter dunkelgrün, breitlich, eiförmig, stumpflich; hierher auch var. *guadalupensis* (Watson) Masters von Kalifornien, mit stärker abblätternder Borke und dünneren, mehr graugrünen Zweigen.

**B.** Zapfen kleiner, meist unter 2 cm. — **Ba.** Zweiglein nach allen Seiten gerichtet, nicht in eine Ebene gestellt (Ausnahme ± bei *C. lusitanica* var. *Benthami*). — **Baa.** Mucro der Zapfenschuppen schwach entwickelt. *C. Goventiana* Gordon (*C. Sargentii* Jepson), in der kalifornischen

Küstenregion; meist kleiner Baum oder Baumstrauch; Zweiglein deutlich vierkantig; Blätter dicklich gewölbt, spitz, dunkelgrün; Zapfen 1,5–2 cm im Durchmesser, rotbraun-glänzend, mit 6–8 Schuppen; Samen glänzend hellbraun oder rotbraun. — Nahe verwandt *C. pygmaea* Sargent. — **Baß.** Mucro der Zapfenschuppe gut entwickelt. — **BaßI.** Blätter mit auffallender Harzdrüse mit sichtbarer Harzausscheidung. *C. Macnabiana* Murray, an wenigen isolierten Standorten in Kalifornien; niedriger, buschiger Baum; Blätter auf dem Rücken gerundet, stumpflich; Zapfen 1,5 bis 2,5 cm lang, Schuppen mit auffallendem, stumpfem Mucro, der an den unteren Schuppen zurückgebogen, an den oberen dicker und eingebogen ist. — **BaßII.** Harzdrüse der Blätter wenig auffallend. *C. lusitanica* Mill.\*). (*C. glauca* Lam., Cèdre de Goa), in Mexiko bis 1200–1300 m, besonders an Wasserläufen und feuchten Hängen, in den Gebirgen von Guatemala, in viele andere Länder eingeführt, in Portugal, von wo die Art beschrieben wurde, eingebürgert; 10–20, selten bis 40 m hoch, dicht oder locker verzweigt, mit ausgebreiteten, herabgezogenen Ästen, Stamm mit braunroter Schuppenborke; Blätter ± graugrün, spitz, oft zugespitzt, am Ende meist etwas abstehend; Zapfen zuerst bereit, dann graubraun, 1–1,5 (bis 2) cm im Durchmesser, Schuppen meist 6–8, mit spitzem oder stumpfem Mucro; var. *Benthani* (Endl.) Carr. in Mexiko, von schmaler Pyramidenform, Zweiglein ± in eine Ebene gestellt, mehr abgeflacht. — *C. arizonica*, in den Bergen von Arizona und Nordmexiko, *C. glabra* Sudworth, in Arizona, *C. Bakeri* Jepson, in Kalifornien. — **Bb.** Zweiglein ± in einer Ebene ausgebreitet. — **Bba.** Zweiglein nicht zusammengedrückt, Blätter gleichgestaltet. *C. torulosa* Don, im westlichen Himalaya bei 1800–3000 m und in Zentralchina, Szechuan bei 1800–2500 m in trockenen Gebieten; Baum verschiedener Höhe (15–25 m, im Himalaya bis 45 m); Zweiglein kurz, kantig; Blätter mit anliegender Spitze; Zapfen 1,5–2(–2,5) cm im Durchmesser. — **Bbß.** Zweiglein zusammengedrückt, die Kantenblätter schmäler als die Flächenblätter. *C. funebris* Endl. (Tränencypresse), im mittleren China weit verbreitet, besonders auf Bergen mit trockenem Klima, liefert dauerhaftes, viel gebrauchtes Holz; Blätter spitz; Zapfen 0,8 bis 1(–1,5) cm im Durchmesser, Samen 3–5. — Verwandt die zweifelhafte Art *C. cashmeriana* Royle in Indien; Zweige überhängend, Blätter deutlich abstehend, schmäler, Zapfenschuppen mit mehr Samen.

**Fossile Arten** (R. Kräuse): ♂ Blütenreste, mit *C. sempervirens* L. übereinstimmend, finden sich im Bernstein Ostpreußens. Dagegen ist die Mehrzahl der als *Cupressites* bezeichneten Zweige ganz unsicher. Nur *C. taxiformis* Unger aus dem Eocän von Tirol und *C. Mac Henryi* Bailly aus gleichen Schichten von Antrim besitzen Zapfen, die zu *Cupressus* gehören können.

13. **Chamaecyparis** Spach, Hist. Nat. Vég. Phanér. XI (1842) 329; Endl., Syn. Conif. (1847) 60 (*Chamaepeuce* Zucc. ex Endl., Enchir. [181] 189, nomen!; *Retinispora* Sieb. et Zucc., Fl. Japon. II [1842–44] 36, T. 121–123\*\*); *Cupressus*, Zweite Gruppe

\*) Mit *C. lusitanica* ist auch mehrfach *Cupressus thurifera* Kunth von Mexiko vereinigt worden, die aber nur 1–2 ungeflügelte Samen an der Schuppe hat. Die wenig bekannte Art ist von Dümmer (Journ. of Bot. 52 [1914] 236) zu *Thuja orientalis* gezogen und als *Th. orientalis* var. *mexicana* beschrieben worden, als in Mexiko entstandene Form der eingeführten Art.

\*\*) Spach begründete l. c. die Gattung *Chamaecyparis* auf *Ch. sphaeroidea* Spach (= *Cupressus thyoides* L.) und *Ch. nutkatensis*: Chatons-mâles à écailles 2-andres. — Chatons-femelles à écailles 2-flores... Nucules gémînées. Ungefähr gleichzeitig wurde die Gattung *Retinispora* Sieb. et Zucc. veröffentlicht, begründet auf *R. obtusa* und *R. pisifera* (der Name bezieht sich auf die großen Harzdrüsen am Samen [οντυρη = Harz]); dazu kommt *R. squarrosa* Sieb. et Zucc., die aber nur eine fixierte Jugendform von *Ch. pisifera* ist. Endlicher l. c. teilt die Gattung in 2 Sektionen: *Euchamaecyparis* (die nordamerikanischen Arten) und *Retinispora* (die asiatischen Arten). Darin folgt ihm Carrière (Traité Conif. ed. 1 [1855] 132), der aber die falsche

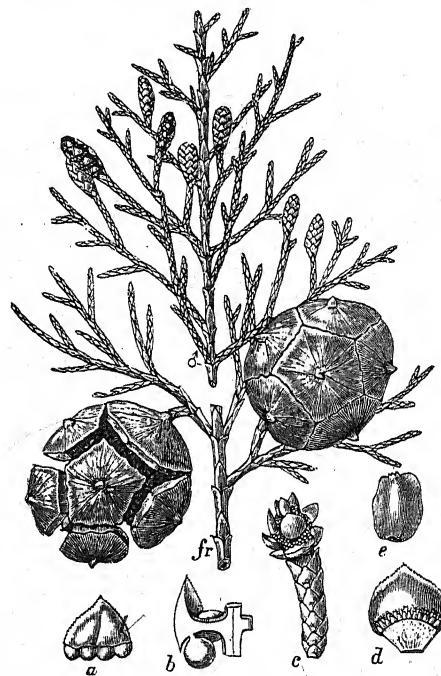


Fig. 209. *Cupressus sempervirens* L. a Stam. vom Rücken, b im Längsschnitt, c ♀ Blüte, d Carréll darla mit den Samenanlagen. e Same. a–d vergr. das Habitusbild in nat. Größe. a–e nach Richard, Conif. T. 9, die Habitusfigur nach dem Leben. (E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 99.)

*Chamaecyparis* K. Koch, Dendrol. II 2 [1873] 162; *Cupressus* Sect. *Chamaecyparis* Sargent, *Sylva N. Amer.* X [1896] 97, Camus, *Les Cyprès* [1914] 25. vgl. bei *Cupressus*). — In den wichtigsten Merkmalen mit *Cupressus* übereinstimmend und von dieser Gattung nicht durchgreifend verschieden. Sporangien am Staubblatt 2—3. Carp. mit wenigen, (1—) 2—4(—5) Samenanlagen; Zapfen klein, allermeist im ersten Jahre reifend (nur bei *Ch. nootkatensis* im zweiten Jahre); Same breit geflügelt, bei mehreren Arten mit auffallenden Harzdrüsen; Kotyledonen 2. — Bäume, teilweise von gewaltiger Höhe; Zweiglein ± abgeflacht und in eine Ebene gestellt; Blätter schuppenförmig, ungleich (über die Jugendformen vgl. Anmerkung). — Name von *χαμαι* = auf der Erde und *κυπαρισσος* = Cypress; der Name bedeutet niedrige Cypressse, die Hochwüchsigkeit der Arten in der Heimat war nicht bekannt.



Fig. 210. *Chamaecyparis Lawsoniana* (Andr.) Parl., Garten-Exemplar von 4,3 m Höhe und 8,5 m unterem Umfang.  
(E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 99.)

in Zentraleuropa winterhart; Baum von 25–30, selten bis fast 50 m Höhe, Krone schmal pyramidal, Äste horizontal abstehend, nach dem Ende zu etwas aufwärts gebogen: Holz nicht so wertvoll als

Schreibweise *Tribu Retinospora* gibt, wie sie vielfach später beibehalten worden ist. In der 2. Auflage (1867) p. 137 gibt Carrière *Retinospora* als Untergattung von *Chamaecyparis*, wobei er aber die Arten unter *Retinospora* (also als Gattungsnname gebraucht) aufführt. Der Charakter der Gruppe hat sich hier ganz verändert, jetzt stehen bei *Chamaecyparis* alle Arten mit Schuppenblättern und unter *Retinospora* die zweifelhaften Gartenformen mit distanten, nadelförmigen Blättern. Solche *Retinospora*-Arten sind dann noch weitere angegeben worden. Daß es sich hier nur um Jugendformen bekannter Arten handelt, die durch Stecklinge fixiert wurden, wurde besonders von Beissner nachgewiesen (vgl. Beissner, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. VI [1888] LXXXIII bis LXXXVI und Handb. Nadelholzkunde 2. Aufl. [1909] 498). Beissner prüfte die Formen in Kulturen; er machte Aussaaten von denjenigen Cupressaceen, deren Zusammenhang mit den Retinosporen vermutet wurde, und verwandte junge Seitentriebe zu Stecklingen. So konnte er künstlich die in der Gartenkultur bekannten Retinosporen wieder erzeugen. Die heranwachsenden

von *Ch. obtusa*; Blätter schwach drüsig, glänzend grün, eiförmig-lanzettlich, die Kantenblätter etwas abstehend; Zapfen zahlreich, 6–8 mm im Durchmesser, Schuppen 7–8(–12), kaum holzig, außen unregelmäßig polygonal-schildförmig, mit schwachem Fortsatz unterhalb der Mitte, allmählich stark konkav werdend; Samen 2,5–3 mm lang, mit mehreren hervortretenden Harzdrüsen, die dünnen Flügel breiter als der Körper. Jugendform f. *squarrosa* (*Retinispora squarrosa* Sieb. et Zucc.), niedriger Baum oder dichter Strauch, Blätter abstehend, linealisch, spitz, 3–5 mm lang; Übergangsform zum Typus f. *plumosa*; in Kultur ferner andere Wuchsformen. — Verwandt *Ch. formosensis* Matsu-mura von Formosa, Riesenbaum bis zu 65 m Höhe. — Abß. Flächenblätter sich mit den Spitzen nicht berührend, Kantenblätter also in der Fläche ± zusammenstoßend, Samenanlagen 2–5, Flügel des Samens schmäler als der Körper. *Ch. Lawsoniana* (Andr.) Parl., Lebensbaum-Cypresse, in Bergen von Nordkalifornien und Südostoregon, in Gärten in zahlreichen Formen und Farben-spielarten kultiviert, in der Heimat wichtiges Nutzholz; bis über 60 m hoch werdend, von pyramidalem Wuchs, mit dicker Rinde; Zweiglein zahlreich; Flächenblätter dreieckig-eiförmig, mit länglicher, etwas eingedrückter Harzdrüse, die Kantenblätter nicht wesentlich verschieden; Zapfen 7–10 mm lang, Schuppen meist 8, Mucro am Grunde breit, zusammengedrückt, zurückgebogen, an den oberen Schuppen gerade; Samen 3,5–4,5 mm lang, mit meist 2 Harzdrüsen auf jeder Seite. Von den zahlreichen Kulturformen seien erwähnt: f. *pendula* mit überhängenden Zweigen; f. *filiformis* mit dünnen, überhängenden, wenig geteilten Zweigen; f. *nana* *nana*, Zwergform; f. *prostrata*, mit niederliegendem Stamm und Zweigen; ferner existieren weißbunte, blaugraue, blaugrüne Formen.

B. Samen ohne Harzdrüsen. — Ba. Zapfen 6 mm im Durchmesser, mit 6–9 Schuppen, Samenanlagen 1–2 am Carp. *Ch. thyoides* (L.) B. S. P. (*Ch. sphaeroidea* Spach; White Cedar), in den mittleren und südlichen atlantischen Vereinigten Staaten, besonders auf sumpfigem und teilweise längere Zeit überschwemmtem Boden; bis 25 m hoch, mit starkem Stamm und schmaler Krone; Zweiglein zusammengedrückt oder fast rundlich; Flächenblätter ca. so lang als Kantenblätter, meist mit ihren Spitzen etwas übereinander-greifend, schmal dreieckig-eiförmig, gespitzt, dicht angedrückt oder am Ende spreizend, mit deutlicher, ovaler Drüse auf dem Rücken; Mucro der Zapfenschuppen ziemlich stark, oft zurückgebogen; Samen eiförmig, spitzlich, Flügel so breit als Körper. — Bb. Zapfen 8–12 mm im Durchmesser, mit 4–6 Schuppen, Samenanlagen 2–4 am Carp. *Ch. nootkatensis* (Lamb.) Spach (auch *Ch. nutkaensis* oder *Ch. nutkatensis* [Spach!] geschrieben), im nordöstlichen Nordamerika, Inseln und Küsten-gebirge von Alaska und Britisch-Columbia bis Washington und Nordoregon, 1850 in St. Petersburg eingeführt, in Zentraleuropa winterhart, ausgezeichnetes Nutzholz; bis 40 m hoch, mit schmal pyramidaler Krone; Zweiglein verhältnismäßig steif, kaum abgeflacht; Blätter eiförmig-verschmäler, dunkelblaugrün, angedrückt, am Ende etwas abstehend; Zapfen im 2. Jahr reifend, Schuppen mit aufrechtem, spitzem Mucro; Samen dicklich, 6 mm lang, Flügel so breit als Körper.

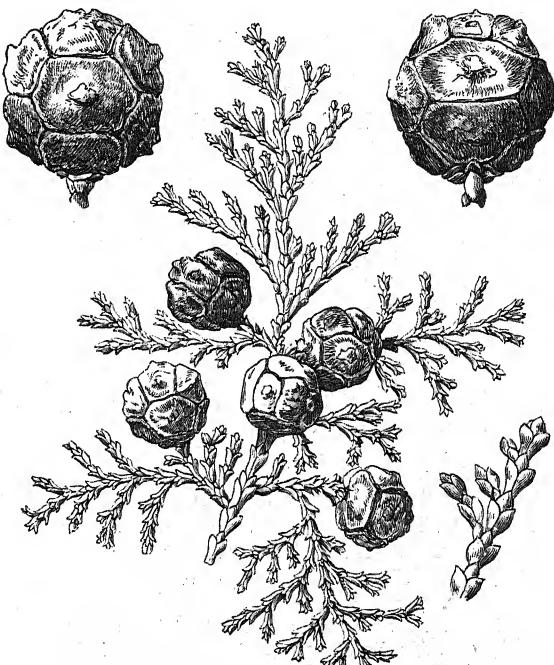


Fig. 211. *Chamaecyparis obtusa* Sieb. et Zucc. Oben rechts und links Frucht, vergr., rechts unten Stückchen eines Laubzweiges, wenig vergr. (Nach Masters, E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 100.)

Pflanzen gehen leicht wieder in die normale Form über; nur »die stets fortgesetzte Vermehrung der charakteristischen Zweige... ermöglicht das endliche Verharren in dem Jugendzustand, wie wir es bei den aus Japan eingeführten Gartenformen finden, welche jedenfalls seit undenklichen Zeiten dort künstlich erzogen und stets nur auf diesem Wege fortgepflanzt wurden«. Meist sind die Pflanzen steril, *Retinispora squarrosa* Sieb. et Zucc. fruchtet aber gelegentlich (Abbildung eines fruchtenden Zweiges bei Sieb. et Zucc. l. c. T. 123). Zu jeder Jugendform gibt es auch eine Übergangsform, die Zweige mit schuppenförmigen und mit nadelförmigen Blättern trägt. Die *Retinospora*-Formen gehören teils zu *Chamaecyparis*, teils zu *Thuja*.

## Unterfam. III. Juniperoidae Pilger.

(*Cupressineae-Juniperinae* Endl. l. c. — *Cupressineae-Juniperinae* Eichl. l. c. — *Cupres-  
soideae-Junipereae* Aschers. u. Graebn. l. c. — *Cupressaceae-Junipereae* Neger l. c.).

14. **Arceuthos** Antoine et Kotschy, in Öst. Bot. Wochenblatt IV (1854) 249; Antoine, Die Cupressineen-Gattungen *Arceuthos*, *Juniperus* und *Sabina* (1857) 3—7, T. 1—5 (*Juniperus* l. *Caryocedrus* Endl. Syn. Conif. [1847] 8). — Diözisch. ♂ Blüten in axillären Gruppen, die aus einer beschuppten Knospe hervorgehen; Knospenschuppen hart und spitz, die Basis der kurzen Blütenstandsachse umgebend; Blüten in 2—3 Dreierwirteln übereinander, in der Achsel von linealisch-lanzettlichen Brakteen, die mit dem Blütenstiel im unteren Teil verwachsen sind und im oberen Teil fast senkrecht aufgerichtet hinter der Blüte hervortreten; Stam. in 5—6 Dreierwirteln, Stiel kurz, Antherenschuppe rundlich-eiförmig, kurz, spitzlich, am Grunde mit ca. 6 Sporangien. ♀ Blütenprößchen einzeln axillär, sitzend, rundlich, mit mehreren Quirlen eiförmiger, spitzlicher Schuppenblätter; die obersten Schuppen (= Carp.) mit je einer in der Mitte vor der Schuppe stehenden Samenanlage, diese mit der Mikropyle etwas hervorragend. Frucht steinfruchtartig, ungefähr kugelig; die dicke fleischige Schicht aus 3 Quirlen übereinander gestellter, vergrößerter, verwachsener Schuppen gebildet, deren wulstige Ränder an der Frucht deutlich unterscheidbar sind; Steinkern aus den drei Samen gebildet (selten 4 bis 6 Samen), eiförmig, Samenschale dick, knochenhart, bei den 3 Samen, mit Ausnahme des oberen Drittels, wo sich die Samen nur berühren, völlig zu einer harten Masse verschmolzen; Scheitel des Steinkernes ± eingedrückt, von der Vorwölbung der Samenschale

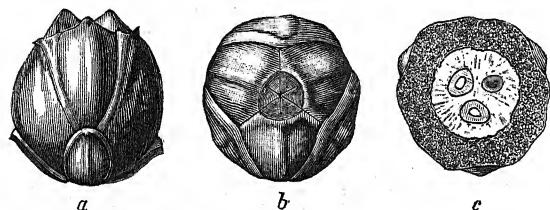


Fig. 212. *Arceuthos drupacea* (Labill.) Antoine et Kotschy. Frucht, a aufrecht, b vom Scheitel, c im Querschnitt. (Nach der Natur und in nat. Größe, E. P. I. Aufl. II. l. p. 101.)

überwölbt, am Grunde der Einsenkung die ± unter sich freien, verknöcherten früheren Mikropyle-Endigungen. — Baum; Blattknospen eiförmig, mit starren, spitzen Knospenschuppen; Blätter in Dreierwirteln, breit nadelförmig, abgegliedert, lanzettlich bis fast eiförmig lanzettlich, starr, stechend, oberseits flach konkav, mit deutlichem Mittelnerv und zwei Spaltöffnungsstreifen, unterseits stumpf gekielt. — Name vom griech. *ἀράεθος* = Wacholder.

1 Art, *A. drupacea* (Labill.) Antoine et Kotschy (*Juniperus drupacea* Labill., türkischer Name *Andys*), in Europa nur auf dem Malevo in Lakonien (Peloponnes), wo die Art bei 1100 bis 1200 m einen kleinen Wald bildet (1853 von Baye entdeckt), verbreitet in den Gebirgen des südlichen Kleinasiens (Cilicischer Taurus usw.), dann in Syrien, Libanon, Antilibanon (Hermon); Baum bis 10 m hoch, mit breitkonischer Krone; Blätter 10—25 mm lang. Die ♀ Blütenprößchen sind etwa 5—7 mm lang; die beiden ersten transversalen schuppenförmigen Vorblätter können von den Schuppenblattquirlen etwas abgerückt sein, so daß ein kleines Internodium am Sprößchen vorhanden ist; die Quirle sind in größerer Zahl (ca. 10 Dreierquirle) am Sprößchen entwickelt, die lederigen Schuppenblätter decken einander; die mittleren größten sind breit eiförmig, spitzlich und werden etwas über 2 mm lang; nach oben zu werden die Schuppen allmählich kleiner und mehr stumpflich, die Schuppen des obersten (Carpell-)Wirtels sind nur ca. 1 mm lang, eiförmig stumpf. Die 3 Samenanlagen, die mittleren vor den Carp. stehen und fast so breit als diese sind, nehmen aneinandergedrängt den ganzen Gipfel des Sprößchens ein und sind sogar gegeneinander durch den Druck etwas kantig. Steinfruchtzapfen 2—2,5 cm im Durchmesser, reif dunkelviolett, bereift. Im Taurus ist die Art ein wertvoller Nutzbaum, das Holz ist zu Bauten vortrefflich geeignet, das Fruchtfleisch wird zu einer Art Marmelade oder Mus verarbeitet; trotz des harzigen Beigeschmackes sind die Früchte süßlich, angenehm riechend und schmackhaft. Der Andys-Baum wird zuerst von Pierre Belon beschrieben, der ihn 1547 auf seiner Reise im ciliischen Taurus kennenlernte; Labillardière fand die Art 1788 auf dem Cassius-Berge (Djebel Agra) und beschrieb sie 1791 als *Juniperus drupacea*. Lange Zeit war wenig über sie bekannt, bis durch die Sammlung v. Heldreichs aus Cilicien und dem Peloponnes und besonders die Sammlungen von Kotschy Material in die Herbarien kam; letztere Exemplare dienten besonders für die ausführliche Beschreibung von Antoine und Kotschy.

15. **Juniperus** [Tourn. ex Linné, Gen. Pl. (1737) 311 Nr. 764] L. Spec. Pl. ed. 1 (1753) 1088.

**Wichtigste spezielle Literatur:** E. Spach, Révision des *Juniperus* in Ann. Sc. Nat. 2. sér. XVI (1841) 282—305. — F. Antoine, Die Cupressineen-Gattungen: *Arceuthos*, *Juniperus* und *Sabina* (Wien 1857). — K. Schumann, Praktikum für morphol. und system. Bot. (1904) 350 bis 354; Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenb. XLIV (1902) 72 ff. — Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpfl. Mitteleuropas I. 1 (1905—06) 287—337. — John G. Jack, The fructification of *Juniperus*, in Bot. Gaz. XVIII (1893) 369—375. — Ch. Sprague Sargent, The Silva of North America X (1896) 69—96, T. 516—524, XIV (1902) 89—94, T. 738—739. — B. K. bart, Die weibliche Blüte von *Juniperus communis* L., in Sitz.-Ber. Akad. Wissensch. Wien CXIV Abt. 1 (1905) 29 pp., 2 T. — O. Renner, Über die weibliche Blüte von *Juniperus communis*, in Flora 97 (1907) 421—430. — V. L. Komarov, De Gynnospermis nonnullis Asiaticis II., in Not. Syst. ex Herb. Hort. Reipublicae Rossicae V. 2 (1924) 25—32. —

Blüten monözisch oder diözisch. ♂ Blüten axillär mit kurzem, beschupptem Stiel oder am Ende ganz kurzer Zweiglein, mit mehreren Paaren oder Dreierwirten von Stam., Filament kurz, Antherenschuppe breit, ± nach unten über die Insertion des Filaments hinaus verlängert und die Sporangien deckend; Sporangien 3—6 frei, unterhalb des Stieles befestigt, mit Längsriß aufspringend. ♀ Blütenprößchen mit kurzem beschupptem Stiel oder Blüten terminal an etwas längeren Zweiglein (*Sabina*); Samenanlagen 3 terminal mit dem obersten Schuppenwirbel abwechselnd (*Oxycedrus*), oder 1—mehrere Schuppenwirbel oder Schuppenpaare am Gipfel des Sprößchens fertil, Schuppen mit 1 oder 2 Samenanlagen, an der Basis, oder nur 1 Samenanlage terminal (*Sabina*), Samenanlagen aufrecht. Beerenzapfen, im ersten oder zweiten Jahr reifend, aus 3—6 fleischig werdenden, mit ihren Schuppenwülsten fest zusammenschließenden vergrößerten Schuppen gebildet, ± kugelig, reif meist dunkelblau und weißlich bereift, Fruchtfleisch trocken, faserig oder weicher und sehr harzreich; Samen 1—10, frei, kantig, hartschalig; Embryo meist mit 2, selten bis 5 Kotyledonen. — Reichverzweigte Sträucher oder meist kleinere Bäume; Blätter dekussiert oder in Dreierwirten, Jugendblätter nadelförmig, Folgeblätter nadelförmig oder klein schuppenförmig und dicht deckend, breit herablaufend und mit kurzer, freier Spitze, meist mit deutlicher Drüse auf der Rückenseite. — Name aus der klassischen lateinischen Literatur. — Typische Art *J. communis* L. —

Die Gattung ist mit gegen 40 Arten von weitester Verbreitung in der nördlichen Hemisphäre; in Nordamerika nördlich bis Alaska, Britisch-Columbia, Labrador; Zentralamerika, Westindien, südlich bis Guatamala; in ganz Europa, nördlich bis zum arktischen Gebiet; Nordafrika, in Ostafrika in den Gebirgen südlich bis Nyassaland; Vorderasien, Himalaya, Ostasien, Zentral- und Nordasien.

Sekt. 1. *Oxycedrus* Spach, in Ann. Sc. Nat. 2 sér. XVI (1841) 288, Endl., Syn. Conif. (1847) 9; Ascherson u. Graebner, Syn. Mitteleur. Fl. 2. Aufl. I (1913) 376 (*Thujaeacarpus* Trautv., Pl. Imag. et Descr. Fl. Ross. Illustr. 11, T. 6). Samenanlagen drei endständig, mit den obersten Schuppen abwechselnd; Beerenzapfen meist aus drei Schuppen gebildet; Blätter in Dreierwirten, nadelförmig, abgegliedert.

A. Blattoberseite mit einem Spaltöffnungsstreifen, der Mittelnerv nicht hervortretend. *J. communis* L., als Gesamtart von weitester Verbreitung in der nördlichen Hemisphäre, ganz Europa, ferner im Mittelmeergebiet in den Gebirgen von Algier und in Vorderasien bis zum Kaukasus und Persien, im Himalaya, in Nord- und Zentralasien bis Kamtschatka und Sachalin (nicht in China), Japan (var. *nipponica*), Nordamerika von New-Mexico bis Alaska und Labrador; in der Arktis und in den Gebirgen in der var. *montana*. Die Art zerfällt in mehrere Varietäten: 1. var. *vulgaris* Willd. (1796); *J. communis erecta* Pursh 1814; Wacholder, Machandel, Genévrier; die Grenze in der Verbreitung gegen die var. *montana* ist vielfach nicht sicher, da Übergänge vorkommen; der Wacholder ist anspruchslos und gegen Temperaturextreme widerstandsfähig, lichtliebend, daher besonders an offenen Stellen auf Sandboden, Heide und Moor, aber auch als Unterholz; öfters tritt er als vorherrschender Bestand großer Formationen auf (z. B. in den baltischen Ländern); seltener mit kurzem Stamm und breiter bis spitzer Krone, meist strauchförmig, von Grund ab geteilt; Knospen von schuppenartigen Nadeln gedeckt, die nur durch geringe Länge von den normalen Nadeln abweichen; Zweiglein deutlich abgegliedert, die Internodien dreikantig und furchig; Blätter in dreizähligen, abwechselnden Quirlen, vom Zweiglein abgegliedert, steif, pfriemlich-linealisch, allmählich in eine Stachelspitze verschmälert, 8—20 mm lang, selten noch etwas länger, obersseits seicht gefurcht und mit einem Spaltöffnungs-Mittelstreifen (der Mittelnerv nicht hervortretend), unterseits stumpf gekielt. ♂ Blüten 4—5 mm lang, aus einigen Staubblattquirlen gebildet; 3—7 (meist 4) Sporangien am unteren Rande der breiten Antherenschuppe. ♀ Sprößchen klein, sitzend, mit mehreren Schuppenblattquirlen; Beerenzapfen gewöhnlich aus einem Schuppenblattquirl gebildet, kugelig, schwarzbraun, blau-bereift, 6—9 mm im Durchmesser; Samen 3 oder 1—2 verkümmern, hellbräunlich, schwach dreikantig. Im Fruchtfleisch Wacholderöl (*Oleum Juniperi*) in schizogenen Behältern; die Beeren werden von Drosseln, Birkhühnern usw. gefressen, wodurch die Samen verbreitet werden; Verwendung der Früchte zu alkoholischen Getränken (Genévre),

Steinhäger usw.); offizinell *Fructus Juniperi*. Das Holz ist zähe und leicht zu bearbeiten, wertvoll für Drechslerarbeiten. Von Formen (meist Kulturformen) seien erwähnt: *f. suecica* (*J. suecica* Mill.) mit dicht gestellten, aufstrebenden Ästen und großen Früchten; *f. hibernica*, Säulenform; *f. pendula*, Äste locker, die seitlich hängend. 2. var. *montana* Aiton (1789) (*J. nana* Willd. [1796]; *J. communis* var. *nana* [Willd.] Baumg.; *J. alpina* J. E. Gray), besondere Form der Arktis und der Gebirge, von sehr weiter, teilweise zerstreuter Verbreitung im Gebiet der Art, in der Schweiz von ca. 1800—2500 m, in den Zentralalpen auch bis 3000 m, im Himalaya

bis über 3500 m, oft bestandbildend oder wichtiger Bestandteil einer Formation; von der var. *vulgaris* nicht sicher abgegrenzt, Wuchs ausgebreitet niederliegend, Nadeln gedrängter stehend, anliegend, weicher, weniger gespitzt und kürzer. 3. var. *nipponica* (Maxim.) Wilson (Myama-nezu jap.), alpiner Strauch auf hohen Bergen von Hondo, Japan, oft ganz niederliegend, von der var. *montana* kaum sicher verschieden, Oberseite des Blattes gewöhnlich tiefer gefurcht. 4. var. *caucasica* (Endl.) ( *J. oblonga* Marsch. Bieb.), in Transkaukasien, Strauch mit gespreizten und oft überhängenden Zweigen, Blattwirbel ziemlich entfernt stehend, Beerenzapfen eiförmig. Zum Formenkreis der *J. communis* gehört auch *J. Niedmannii* Egb. Wolf, eine Bergtundren-Form der Halbinsel Kola. — *J. rigida* Sieb. et Zucc. (Muro oder Nezu jap.), Japan, Zentralhondo bis Kiushiu, Korea, Mandschurei, von der Ebene bis 1500 m Höhe; Baum bis 8 m hoch oder säu-

lenartiger Busch; Blätter schmal, 15—30 mm lang, stark stehend, oberseits mit schmäler, tiefer Furche, unterseits mit hervorragendem Kiel, daher dreikantig; Beerenzapfen bis 8 mm im Durchmesser, schwärzlich, bläulich-bereift. — *J. conferta* Parlat. (*J. litoralis* Maxim.; Hai-nezu jap.), littoriale Art, besonders auf Sanddünen, weitverbreitet von Kiushiu bis Sachalin und zu den

Küsten des Ochotzkischen Meeres; niederliegend, Blätter dicht gedrängt, 12—16 mm lang, am Ende plötzlich verschmäler, kurz stehend bis fast stumpflich; unterseits gekielt; Beerenzapfen kugelig, schwärzlich, bereift, in der Größe stark variabel (6—13 mm).

**B.** Blattoberseite mit zwei Spaltöffnungsstreifen, der Mittelnerv ± hervortretend. *J. oxycedrus* L., auf Madeira, im Mittelmeergebiet von weitester Verbreitung, östlich bis zum Kaukasus, Transkaukasien, Nordpersien und der Südküste des Kaspischen Meeres, Syrien, besonders in Küstengegenden, aber auch in Gebirgen, im Balkan (Serbien) nach Norden noch über das Gebiet der eigentlichen Mediterranflora hinausgehend; sehr genügsam und widerstandsfähig, daher in verschiedenen Formationen (in Deutschland im allgemeinen in Kultur nicht winterhart); meist sparriger Strauch, selten kleiner Baum; Blätter 12—30 mm lang, starr, oberseits gefurcht, unterseits scharf

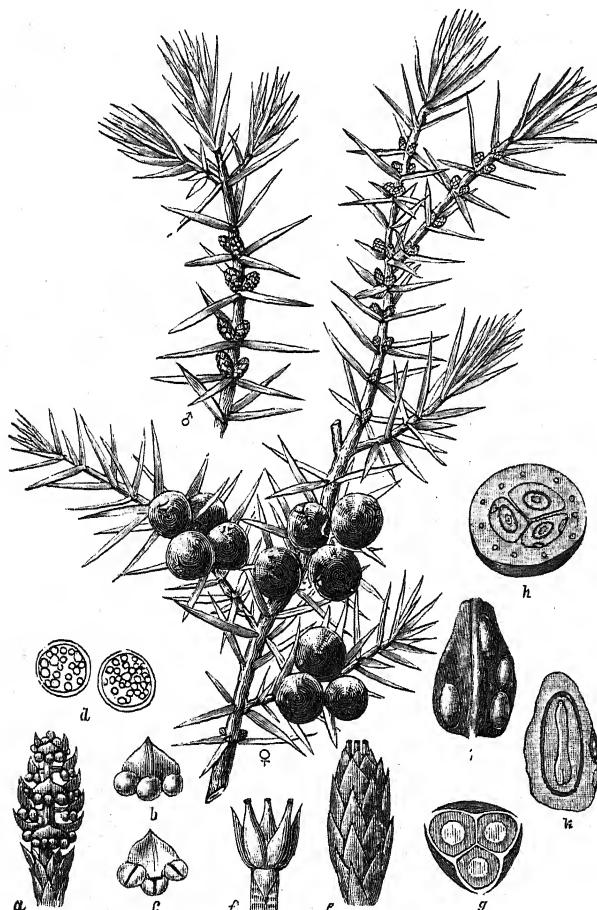


Fig. 213. *Juniperus communis* L. a ♂ Blüte. b Stam., vom Rücken, c von innen. d Pollenzellen. e ♀ Blüte. f Carpelli-Kreis mit den Samenanlagen, das vordere Fruchtblatt zurückgeschlagen. g Querschnitt durch f. h Beerenzapfen im Querschnitt. i Same. k Längsschnitt desselben. Habitusbilder in nat. Größe, alles übrige vergr. (Nach Berg und Schmidt, Officin. Pflanzen Tab. VIII, E. P. 1. Aufl. II. 1. p. 101.)

lang, am Ende plötzlich verschmäler, kurz stehend bis fast stumpflich; unterseits gekielt; Beerenzapfen kugelig, schwärzlich, bereift, in der Größe stark variabel (6—13 mm).

**B.** Blattoberseite mit zwei Spaltöffnungsstreifen, der Mittelnerv ± hervortretend. *J. oxycedrus* L., auf Madeira, im Mittelmeergebiet von weitester Verbreitung, östlich bis zum Kaukasus, Transkaukasien, Nordpersien und der Südküste des Kaspischen Meeres, Syrien, besonders in Küstengegenden, aber auch in Gebirgen, im Balkan (Serbien) nach Norden noch über das Gebiet der eigentlichen Mediterranflora hinausgehend; sehr genügsam und widerstandsfähig, daher in verschiedenen Formationen (in Deutschland im allgemeinen in Kultur nicht winterhart); meist sparriger Strauch, selten kleiner Baum; Blätter 12—30 mm lang, starr, oberseits gefurcht, unterseits scharf

gekielt. 2 Unterarten: 1. subsp. *rufescens* (Link) (*J. rufescens* Link), Blätter 16—17 mm lang, 1 bis 1,5 mm breit, Beerenzapfen fast sitzend, gehäuft, braunrot glänzend, 6—8 mm im Durchmesser; 2. subsp. *macrocarpa* (Sibth. et Sm.) Neilreich, Blätter bis fast 30 mm lang, Beerenzapfen einzeln, zerstreut, ca. 15 mm im Durchmesser, zuerst blau-bereift, dann rotbraun bis bräunlich schwarzblau, glanzlos. — *J. cedrus* Webb et Berth., auf Gebirgen der Kanaren; Baum mit abstehenden gebogenen Ästen; Blätter linealisch-lanzettlich oder oblong-linealisch, 8—14 mm lang, stumpflich oder spitz, kaum stechend, oberseits rinnig; Beerenzapfen 8—14 mm im Durchmesser, anfänglich blau, dann orange-bräunlich, zuletzt glänzend. — *J. brevifolia* Antoine, in Bergwäldern der Azoren; Strauch oder Baum, reich abstehend verästelt; Blätter linealisch oder elliptisch, 7—9 mm lang, stumpf oder kurz gespitzt; Beerenzapfen dunkelrotbraun, 6—9 mm im Durchmesser. — *J. formosana* Hayata (*J. taxifolia* mehrerer Autoren, nicht Hook. et Arn.), auf Formosa, in Süd-, Zentral- und Westchina, in Hupeh bei 500—1600 m, in Szechuan bis 2300 m; 8—15 m hoher, schmalwüchsiger Baum, gewöhnlich mehrstämmig, Äste aufrecht oder geneigt, Zweige hängend; Blätter an Länge variierend, manchmal bis 3 cm lang, sehr stechend, oberseits kaum bis stärker rinnig, mit schwach oder stärker vortretendem Mittelnerven, unterseits stark gekielt; Beerenzapfen orange bis rotbraun, 6—8 mm im Durchmesser; verwandt *J. lutchuensis* Koidzumi auf den Liuksiu-Inseln. — *J. taxifolia* Hook. et Arn., auf den Bonin-Inseln; bis 15 m hoch mit aufrecht-abstehenden Ästen und langen, dünnen, hängenden Zweigen, an stark dem Winde ausgesetzten Stellen auch niederliegend strauchig; Blätter kurz am Ende verschmälert, meist stumpflich, nicht stechend; Beerenzapfen braunglänzend.

Unvollkommen bekannt: *J. Mairei* Lemée et Léveillé, aus China, Yünnan.

Se k t. 2. *Sabina* Spach, in Ann. Sc. Nat. sér. 2. XVI (1841) 291; Endl. Syn. Conif. (1847) 17; Ascherson u. Graebner, Syn. Mitteleur. Fl. 2. Aufl. I (1913) 886. (*Sabina* [Bauhin, Pinax (1671) 486, Ruppius, Fl. Jenensis (Ed. 1726) 311] Miller, Gard. Dict. Abridg. Ed. 4 [1754].) — Samenanlagen 3—6(—10) einzeln oder meist zu zwei vor den oberen Schuppen des Blütenprößchens (der oberste Wirtel steril), seltener 1 terminal; Blüten öfters an etwas längeren Zweiglein terminal; Beerenzapfen meist aus 6 Schuppen gebildet; Jugendblätter nadelförmig, in Dreierwirteln, Folgeblätter meist schuppenförmig, meist dekussiert, selten in Dreierwirteln.

A. Altweltliche Arten. — Aa. Beerenzapfen mit mehreren Samen. — Aaa. Beerenzapfen dunkelblau, Fruchtfleisch nicht stark faserig. *J. sabina* L. (*J. lusitanica* Mill., *Sabina officinalis* Garke, *Sabina vulgaris* Antoine; Sade-Baum, Seven-Baum, Stinkwachholder), im ganzen Alpengebiet in der montanen und subalpinen, manchmal alpinen Region, doch in sehr unregelmäßiger Verbreitung, südlich nach dem Apennin, Karpathen einzelne Areale, auf der Iberischen Halbinsel verbreitet, nördlicher Balkan, Kaukasus bis Ural, zerstreut durch das südliche Rußland und in einzelnen isolierten Gebieten bis zum nördlichen Rußland, Zentralasien Altai, Songarei; kleiner Baum mit dicht buschig verzweigter Krone (die aufrechte Form ist *J. lusitanica* Mill.) oder meist strauchartig bis kriechend (*J. sabina* B. *humilis* Endl.), mit sehr dauerhaftem Holz; Zweiglein kantig, Blätter dekussiert, deckend, rhombisch, spitzlich, außen mit langer Öldrüse, an kräftigen Trieben Blätter öfters lanzettlich, weniger herablaufend, spitz, manchmal in Dreierwirteln; Blüten monözisch oder diözisch; Stam. mit rundlich-eiförmiger Antherrhenschuppe, Sporangen 2—4; ♀ Blütenprößchen zuerst aufrecht, dann hakig abwärts gekrümmmt, sterile Schuppenblattpaare 3—10, Samenanlagen normal 4, doch öfters auch nur 2—3, selten 1; Beerenzapfen aus 4 Schuppen gebildet, blauschwarz, bereift, kuglig, 5—7 mm im Durchmesser; var. *tamariscifolia* Ait., Blätter alle oder teilweise lang lanzettlich, abstehend, eine Jugendform, in Kultur oder auch wild vorkommend. Die Zweigspitzen von *J. sabina* sind als *Herba Sabinae* offizinell; der Geruch ist eigenartig aromatisch, der Geschmack widerlich; bis 4% ätherisches Öl von brennendem Geschmack und starker Giftwirkung; das Laub wird vom Volk gelegentlich als Abortivum gebraucht, die Anwendung ist lebensgefährlich. — Nahe verwandt: *J. semiglobosa* Regel vom Tianschan, *J. davurica* Pall. vom Baikal- bis zum Amur-gebiet, *J. jarkadensis* Komarov von Jarkent. — *J. excelsa* Marsch. Bieb., in Mazedonien, auf den Zykaden und Karpathosinseln, den Gebirgen Kleinasiens, Libanon, Russisch-Armalien, Persien; hoher Baum mit pyramidaler Krone, Äste aufrecht oder etwas abstehend; Blätter an kräftigen Zweigen in Dreierwirteln, dreieckig-eiförmig, an den Zweiglein dekussiert, rhombisch-eiförmig, spitzlich, am Rücken mit deutlicher, oblonger Drüse; Beerenzapfen an kurzen, etwas gebogenen Zweiglein einzeln, kugelig, schwärzlich, bereift, Samen 6—4. — Nahe verwandt *J. isophyllos* C. Koch von Kaukasus. Ferner *J. polycarpos* C. Koch (*J. macropoda* Boiss.), Kaukasus, Gebirge Persiens und Afghanistans, Himalaya von Nepal westlich und Westtibet; strauchig oder baumförmig; ♀ Blüten an verlängerten, gebogenen Zweiglein, Spitzen der Schuppen an der Frucht deutlich. — *J. procera* Hochst., in den Gebirgen Ostafrikas bis nahe an das Nordende des Nyassasees, öfters bestandbildend (abyssin. Hochland 2300—3300 m, Eritrea 2200—2700 m, Kilimandscharo 2000—2800 m); wird 25—40 m hoch, mit gerade am Grunde oft über 1 m dickem Stamm, liefert gutes Nutzholz; Blätter an jungen Pflanzen nadelförmig bis 1 cm lang; Schuppenblätter rhombisch, spitz, Rücken mit linealer Drüse; Zapfen kugelig, dunkel rötlichblau bis schwarzblau, bereift, 6—8 (—9) mm im Durchmesser, Samen meist 2—3, selten 4 oder einer. — *J. thurifera* L., in Spanien und Portugal, Südostfrankreich, Sardinien, Marokko, Algier; bis 15 m hoher Baum; Zweiglein vierkantig, gerieben streng aromatisch riechend; Beerenzapfen 7—11 mm im Durchmesser, dunkelblau, Samen 2—4; var. *gallica* De Coincy, in Frankreich, durch die gestreiften Samen charakterisiert.

*J. foetidissima* Willd., in Griechenland, Mazedonien, Kleinasiens, Syrien, Transkaukasien; strauchig oder baumförmig bis 17 m hoch; Zweiglein deutlich vierkantig, Schuppenblätter eiförmig-rhomatisch, Drüse auf dem Rücken ganz und deutlich; Beerenzapfen aufrecht, braunrot oder schwärzlich, blaubereift, 6–8 mm im Durchmesser, Samen 2–1, sehr selten 3, groß. — *J. chinensis* L., in Japan (Hondo, Kiushiu), Korea, Nordostchina, Südmandschurei, in Japan und China viel kultiviert; bis 25 m hoher Baum; Jugendblätter in Dreierwirtern, bis 15 mm lang, stachelspitzig, oft auch noch an älteren Exemplaren im unteren Teil oder selbst an blühenden Zweigen entwickelt; Schuppenblätter dekussiert, rhombisch, Spitze stumpflich-eingebogen, Drüse am Rücken länglich; Beerenzapfen ca. kugelig, schwarzblau, bereift, meist 5–7 mm im Durchmesser, Samen meist 2–3; eine niederliegende, polsterbildende Varietät mit langen spreizenden Ästen ist var. *Sargentii* Henry, in Nordhondo bis 2000 m, und Hokkaido bis zur Küste herabgehend, Sachalin, Kurilen; von *J. chinensis* sind eine Anzahl von Gartenformen gezüchtet. — *Aaβ*. Beerenzapfen glänzend rotbraun, Fruchtfleisch sehr zähe, mit holzigen Fasern. *J. phoenicea* L. (*J. lycia* L.), im Mittelmeergebiet in der immergrünen Region weit verbreitet, Madeira, Kanaren, im Osten bis Griechenland und griechische Inseln, Zypern (nicht Taurus), ganz Nordafrika, Palästina; zypressenähnlicher Strauch oder kleiner Baum, meist 2–3 m, selten bis 8 m hoch; Zweiglein kantig; Schuppenblätter mit etwas eingekrümmter Spitze, etwas stumpflich erscheinend, Harzdrüse zuerst vorragend,

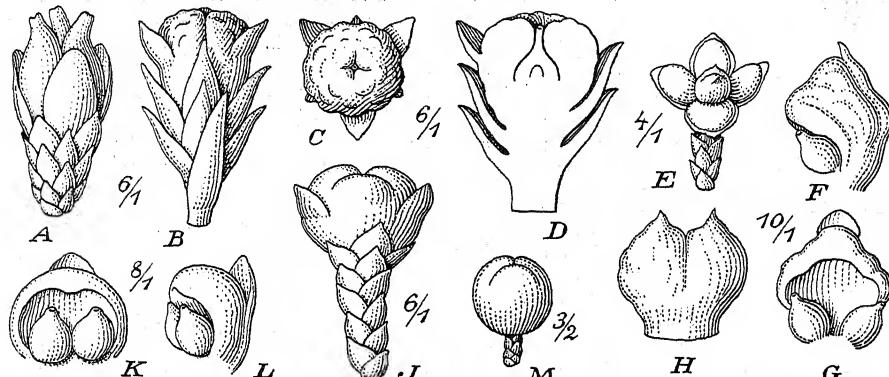


Fig. 214. *Juniperus*, ♀ Blüten. A *J. rigidula*, ♀ Sprößchen. — B–D *J. recurva* Hamilt. B Älteres Blüten-sprößchen. C Dasselbe von oben gesehen, die Spitze der Mikropyle im Zentrum sichtbar. D Dasselbe im Längsschnitt. — E–H *J. phoenicea*. E Blüten-sprößchen. F Carpell mit Schuppenwulst von der Seite, G von vorn. H Columella. — J–M *J. chinensis*. J Älteres Blüten-sprößchen. K Carpell von vorn, L von der Seite. M Frucht. (Original.)

dann eingesenkt; auch an älteren Pflanzen können nadelförmige Blätter von der Art der Jugendform auftreten; Beerenzapfen kugelig, aus 3 Schuppenpaaren gebildet, 6–14 mm dick, Samen 4–9; var. *turbinata* (*J. turbinata* Guss.) mit eiförmigen Beerenzapfen; als Art wird gelegentlich unterschieden *J. oophora* Kunze aus dem Litoralgebiet Spaniens, kriechend, rasig wachsend, mit eiförmigen Beerenzapfen. — *Ab*. Beerenzapfen 1samig. — *Abα*. Blätter auch an älteren Pflanzen nadelförmig. *J. recurva* Hamilton, im Ost- und Westimalaya, im chinesisch-tibetanischen Grenzgebiet; Strauch oder kleiner Baum; Zweiglein ziemlich lang, am Ende etwas hängend; Blätter in Dreierwirtern, linealisch-lanzettlich oder pfriemlich-lanzettlich, stachelspitzig, locker deckend, 5–7 mm lang; Beerenzapfen eiförmig oder oval, 7–10 mm lang, braunoliv, Schuppen weit unter dem Ende mit ziemlich langem, spitzlichem Muco, Same groß, eiförmig. — *J. squamata* Lambert, von Sikkim bis Westhupch, Westszechuan und Shensi, oft in den Hochgebirgen bis 4000 m große Bestände bildend; verwandt mit voriger Art, durch breitere und kürzere Blätter (3–4 mm), sowie durch dickliche, sehr gedrängte, aufgerichtete Zweiglein unterschieden; meist niederliegend ausgebreitet, baumförmig die var. *Fargesii* Rehder et Wilson in Szechuan. — Gleichfalls nahe verwandt *J. morrisonicola* Hayata, vom Morrisonberg in Formosa, 4000 m; strauchig; Blätter 3–4 mm lang; Beerenzapfen 6 mm lang, schwärzlich. *J. kansuensis* Komarov, in Kansu, niedriger Strauch; Blätter oblong-lanzettlich, stechend; Beerenzapfen klein, schwärzlich, Same sehr klein, 3,5 mm lang, eiförmig, dreieckig-spitzlich verschmälert. — *Abβ*. Blätter wenigstens an den oberen Zweigen erwachsener Pflanzen schuppenförmig. — *AbβI*. Same fast glatt. *J. pseudosabina* Fisch. et Mey. in Zentralasien, Tienschan, Alatau, Altai- und Sajangebirge, Nanschan, Alaschan; strauchig; Zweiglein dicklich, deutlich kantig; Schuppenblätter rhombisch-stumpflich, am Rücken stumpf gekielt; Beerenzapfen eiförmig, 5–8 mm lang, Same eiförmig, 5 mm lang. — *J. saltuaria* Rehder et Wilson, in Kansu und Nordwestszechuan; kleiner bis mittlerer Baum; Beerenzapfen eiförmig, 5–6 mm lang, schwärzlichglänzend, Same 3–5 mm lang. — *J. convalliformis* Rehder et Wilson, in Szechuan, 2500–3500 m; kleiner Baum; Beerenzapfen fast kugelig oder eiförmig, rotbraun, 6–8 mm lang, Same

kugelig-eiförmig, gespitzt, 5—7 mm lang. — **AbßII.** Same eingedrückt-gestreift. *J. mekongensis* Komarov, in Osttibet, am Zsachju, Nebenfluß des Mekong, 3000 m ü. M.; kleinerer Baum; Blätter mit stark eingedrückter Drüse; Beerenzapfen schwarz, eiförmig, Same fast kugelig, 6 mm lang, stumpf, mit Grübchen. — *J. turkestanica* Komarov, in Turkestan; Strauch oder kleinerer Baum; Beerenzapfen saftig, kugelig oder oblong, 10—15 mm lang, schwärzlich, Same oblong oder mehr spatelig im Umriß, gestreift, 6—10 mm lang, mit sehr harter Schale. — *J. Wallichiana* Hook. f. et Thoms., im Ost- und Westhimalaya, 2800—4000 m ü. M.; *J. centrasiatica* Komarov, am Kuen-lun, 3000—4000 m ü. M.; *J. Potanini* Komarov, in Szechuan. — **AbßIII.** Same runzelig-skulpturiert. *J. tibetica* Komarov, Osttibet, Kansu, 3500—4000 m ü. M., Baum mit dichter Krone; Beerenzapfen rotbraun-glänzend, ca. 15 mm im Durchmesser, Same kugelig, 8—10 mm lang, am Ende stumpf

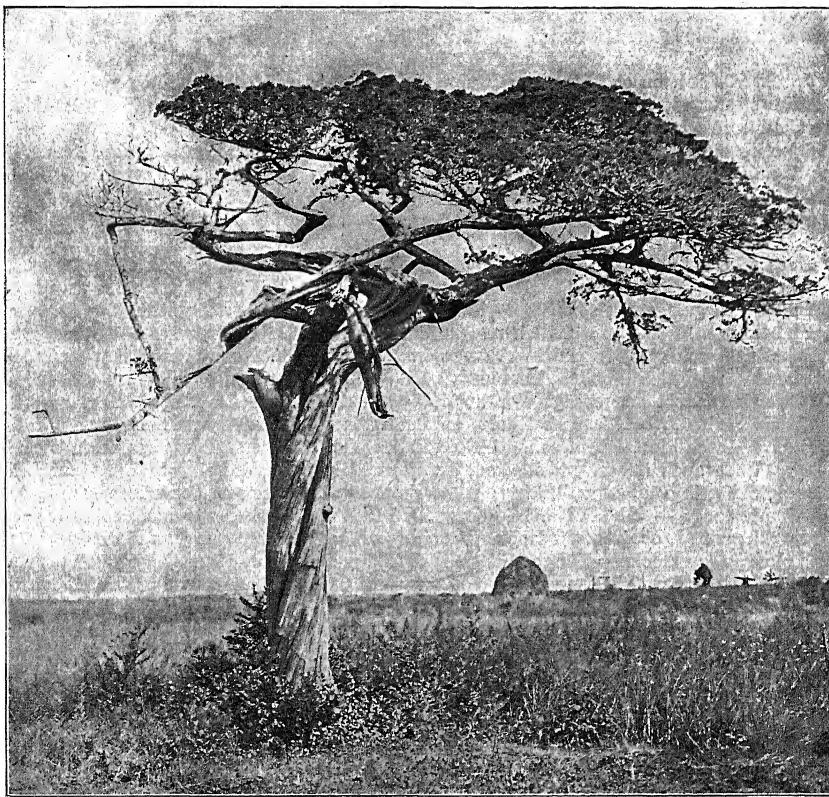


Fig. 215. *Juniperus virginiana* L. Wildwood, New Jersey. (Nach Harshberger, in Engler-Drude, Vegetation der Erde XIII.)

vierkantig, an den Seiten grubig und höckerig. — *J. zaidamensis* Komarov, Gebirge südlich des Kuku-nor, 4000 m ü. M.; Baum 10—12 m; Beerenzapfen rotgelb oder rotbraun, Same fast kugelig, stark gerunzelt, 7—9 mm im Durchmesser. — *J. Przewalskii* Komarov, in Westkansu; Baum bis 12 m; Beerenzapfen rotbraun, 10—15 mm im Durchmesser, Same obkordat oder unregelmäßig kugelig, zweikelig, an den Seiten stumpf-runzelig, ca. 10 mm lang. —

**B.** Amerikanische Arten. — **Ba.** Beerenzapfen rotbraun, meist relativ groß, mit trockner, faseriger Fleischschicht. — **Baa.** Blätter scharf stechend gespitzt; Samen zahlreich (bis 8—10) in der Frucht. *J. flaccida* Schlecht., in Nordostmexiko bei 2000—2700 m verbreitet, Südwesttexas (Chisos Mountains); kleiner Baum mit spreizenden Ästen und dünnen überhängenden Zweigen; Beerenzapfen kugelig oder oblong, 10—12 mm lang, ± bereift. — **Baß.** Blätter stumpflich bis spitz; Samen 1 bis wenige. — **BaI.** Samen 1—2. *J. californica* Carr. (*J. cerasinoides* Kellogg), an trocknen Berghängen der Coast Ranges von Kalifornien, bis Lower California, auch an den Westhängen der Sierra Nevada; strauchig oder konisch-baumförmig bis 12 m hoch; Zweiglein kräftig, steif; Blätter oft zu 3, gelbgrün, angedrückt, etwas stumpflich, Drüse am Rücken deutlich; Beerenzapfen kugelig oder oblong, 10—15 mm lang, bereift, Samen 1—2, groß, spitz, unregelmäßig kantig; verwandt

*J. megalocarpa* Sudworth in New Mexiko. — *J. utahensis* Lemmon, in den westlichen Ver. Staaten zwischen Rocky Mountains und Sierra Nevada weit verbreitet, öfters bestandbildend; buschiger Baum, selten über 7 m hoch; Zweiglein gelbgrün, kurz, dicklich; Blätter dekussiert oder gelegentlich zu 3, spitzlich, am Rücken gerundet, Drüse undeutlich oder ± deutlich; Beerenzapfen fast kugelig oder oblong, 7–11 mm lang, bereift, daher besonders im ersten Jahr oft bläulich erscheinend, Samen 1, selten 2, eiförmig, spitz, scharfkantig; verwandt *J. Knightii* in Wyoming. — **Ba $\beta$ II.** Samen 3–4. — *J. pachyphloea* Torrey, an trocknen Hängen in Südwesttexas, Arizona, New Mexiko, Nordmexiko; Strauch oder Baum bis über 10 m, mit kurzem Stamm und starken, spreizenden Ästen, ausgezeichnet durch die dicke, schuppige Borke; Blätter angedrückt, am Rücken gerundet, spitz, Drüse deutlich; Beerenzapfen kugelig oder oblong, 10–12 mm lang, ± bereift, gewöhnlich mit 4 Samen. — *J. mexicana* Schlecht. et Cham. (1880; *J. mexicana* Schiede ex Schlecht. 1888, non *J. mexicana* Spreng.; *J. Deppeana* Steud.), in Mexiko verbreitet; pyramidaler Baum; Zweiglein steif, gerade; Blätter zu 3 oder dekussiert; Beerenzapfen 12 mm lang, mit 4 Samen. — **Bb.** Beerenzapfen dunkelblau, bereift, meist klein, mit weicherer, stark harziger Fleischschicht. — **Bba.** Alle Blätter nadelförmig. *J. saxicola* Britton et Wilson, auf Kuba; dicht verzweigter, kleiner Baum von 3–8 m Höhe; Blätter etwas spreizend, 4–7 mm lang, ca. 1 mm am Grunde breit, glänzend; Beerenzapfen 5 mm lang, breit ellipsoidisch oder fast kugelig. — **Bb $\beta$ .** Blätter wenigstens zum Teil schuppenförmig. — **Bb $\beta$ I.** Niederliegend flach ausgebreitet. *J. prostrata* Pers. (1807; *J. horizontalis* Moench 1794 ?, unsicher); *J. sabina* L. var. *procumbens* Pursh), an Ufern von Flüssen und Seen, von New Foundland bis Britisch-Columbia, südlich bis Massachusetts, nördl. New York, Minnesota und Montana; nächst verwandt *J. sabina*; Blätter oft nadelförmig, oft graugrün, spitz; Beerenzapfen klein, unbereift. — **Bb $\beta$ II.** Bäume oder Sträucher. — **Bb $\beta$ III.** Zweiglein sehr deutlich vierkantig. *J. sabinoides* (Kunth) Nees (*Cupressus sabinoides* Kunth; *Juniperus mexicana* Spreng., non Schlecht et Cham.; *J. tetragona* Schlecht.), verbreitet in Mexiko, Guatamala, nördlich bis Texas; kleiner Baum oder Strauch, in Mexiko gelegentlich bis über 4000 m ansteigend, dann niedrig strauchig; Blätter dick, gekielt, ± stumpflich, Drüse gewöhnlich undeutlich; Beerenzapfen ca. kugelig, 6–8 mm im Durchmesser, meist mit 1, seltener 2 Samen. — *J. barbadensis* L. (*J. bermudiana* L.), auf den Barbados- und Bermudas-Inseln; Zweiglein dicklich; Beerenzapfen 5–6 mm im Durchmesser, Samen 3 oder mehr. — **Bb $\beta$ II2.** Zweiglein nicht ausgeprägt vierkantig. — **Bb $\beta$ II2\*.** Beerenzapfen ziemlich groß, Samen 2–3; Zweiglein steif. *J. occidentalis* Hook., am Gebirgshängen in den nordwestlichen Vereinigten Staaten, südlich durch die Sierra Nevada bis Südkalifornien (S. Bernardino); strauchig oder Baum, meist 7–8 m, doch auch höher, mit starken, abspreizenden Ästen, die eine breite, niedrige Krone bilden; Zweiglein gelbgrün, kurz, kräftig; Blätter oft zu 3, spitz, mit deutlicher Drüse; Beerenzapfen 6–9 mm lang. — **Bb $\beta$ II2\*\*.** Beerenzapfen klein, Samen meist einzeln, seltener zwei. *J. monosperma* Sargent (*J. occidentalis* Hook.  $\beta$ . *monosperma* Engelm.), vom Ostfuß der Rocky Mountains von Colorado (an trocknen Hängen bei ca. 2000 m) durch Utah und Nevada, südlich bis Arizona, New Mexiko, Nordmexiko, (hierher wohl auch *J. pinchotii* Sudworth aus Texas); Strauch oder Baum, gelegentlich bis 15 m, mit offener, unregelmäßiger Krone; Blätter selten zu 3, spitz, Drüse meist undeutlich; Beerenzapfen 5–7 mm lang. — *J. virginiana* L. (*J. caroliniana* Miller; Red Cedar; vgl. Ch. Mohr, Notes on the Red Cedar, Un. St. Dep. Agric. Div. Forestry Bull. Nr. 31, 1901), von ausgedehnter unregelmäßiger Verbreitung im atlantischen Nordamerika; nördlich bis zum Seengebiet, New York, in Canada am St. Lawrence River und Ontariosee, südlich bis Südkarolina, Alabama, Mississippi, westlich im nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes in einzelnen Standorten ziemlich weit über den Mississippi hinaus, im südlichen Teil westlich bis zum Coloradotal, am besten im südlichen Teil des Verbreitungsgebietes entwickelt; wichtiger Nutzbaum, mit dauerhaftem, leicht bearbeitbarem Holz von schöner Farbe, besonders für Bleistifte gebraucht; Baum bis 20, gelegentlich auch bis 30 m hoch, mit aufstrebenden Ästen, die eine meist kompakte, pyramidal Krone bilden, im Alter oft mit mehr horizontalen Ästen und offener, gerundeter Krone; Zweiglein dünn; Blätter klein, spitz, am Rücken gerundet, Drüse undeutlich oder deutlicher; Beerenzapfen klein, kugelig, dunkelblau, bereift, Samen 1–2. — Nahe verwandt die südliche Form *J. lucayana* Britton (*J. australis* Pilger, *J. barbadensis* Aut., non L.), in Florida und Westindien (Kuba, Jamaika, Haiti, Bahamas), liefert ebenso vorzügliches Holz für Bleistifte; mit dünnen hängenden Zweigen, breiter, offener Krone; Beerenzapfen nur 3–4 mm lang. — Ferner *J. scopulorum* Sargent, die westliche Form, auf höheren Bergen von Britisch-Columbia und Alberta bis Arizona und Westtexas; niedriger Baum; Zweiglein etwas derber als bei *J. virginiana*, Fruchtreife im Gegensatz zu den beiden vorigen Arten erst im zweiten Jahr. — *J. gracilior* Pilger, in Westindien (St. Domingo, Haiti); Zweige locker verzweigt, Schuppenblätter scharf gespitzt; Beerenzapfen 4–5 mm lang, meist einsamig.

**Fossile Arten** (R. K r ä u s e l): Als *J. Hartmannianus* Göpp. et Menge ist eine ♂ Blüte aus dem Bernstein Ostpreußens beschrieben worden. Sonst finden sich im Tertiär, auch schon in der Kreide nur sterile Zweige. Danach scheint die Sect. *Sabina* die ältere zu sein. Der als *Juniperoxylon* Kräusel bezeichnete Holztypus (vgl. S. 407) ist in der miocänen Braunkohle häufig.

#### Gattung unsicherer Stellung:

**Macroblota** Komarov, in Not. system. ex Herb. Hort. Bot. Petrop. IV (1923) 180. — Blüten diözisch. ♀ Zapfen klein, am Ende kurzer Zweiglein, kugelig oder eiförmig, Schup-

pen 2—4, lederig, unterhalb der Spitze der Braktee am Ende gebuckelt (? „infra apicem bracteolae apice umbonatis“), in einen oben offenen Becher vereint („in cupulam supra apertam connatis“); reifer Zapfen geöffnet, Schuppen verhärtet, fast holzig, horizontal abstehend; Same 1 elliptisch, ungeflügelt, aufrecht.

1 Art, *M. decussata* Komarov; sehr dicht zweigeteilter Zwergstrauch; Blätter dekussiert, klein schuppenförmig, deckend, spitz, mit Drüse am Rücken, an einzelnen Zweigen nadelförmig. Reifer Zapfen ca. 6 mm breit, 3 mm hoch, Schuppen ca. 3 mm lang. Über die Verbreitung bemerkt der Autor: „Crescit in montibus altioribus provinciae Primorskaja, districti Olginskis, a Vladivostok orientem versus in valle fluvii Sutschana magna in copia, fructuosa densa in solo lapidoso efformans. Legit J. K. Schischkin, 6. jun. et 5. aug. 1921 in monte Chualadsa et 12. jul. 1921 in monte Zamo-diuza non procul a fossis Sutschanaensibus.“

Der Autor will die Gattung zu den *Thujopseae* bringen, doch zeigt wohl keine Gattung dieser Gruppe mit der neuen Gattung nähere Verwandtschaft. Alle Merkmale weisen auf die Verwandtschaft mit *Juniperus* hin bis auf das Aufspringen des reifen Zapfens. Nach Abbildung und Beschreibung habe ich vorläufig, bis weitere Untersuchungen vorliegen, den Eindruck, daß es sich um eine anomale Form einer *Juniperus* Sect. *Sabina* aus der Verwandtschaft von *J. pseudosabina* handeln könnte.

### Ausgestorbene Cupressaceen (R. Kräusel).

**Palaeocyparis** Saporta, Pal. Franc. Pl. jur. 3 (1884) 574. — In einer Ebene verzweigte Sprosse mit spiralförmig angeordneten, zuweilen dekussierten, kleinen, dreieckigen, angepreßten, kaum an der Spitze freien Blättern.

Es dürfte sich bei diesen meist jurassischen Resten kaum um eine einheitliche Gattung handeln. Ein Zapfen aus dem Oberen Jura Frankreichs ist zweifelhaft.

**Cyparissidium** Heer, Fl. foss. arct. 3, Kr. Fl. (1875). — Sprosse mit kleinen, angepreßten Schuppenblättern, Zapfen endständig, nur aus wenigen gedrängten, spiralförmig angeordneten flachen Schuppen, diese vielleicht einsamig.

*C. gracile* Heer ist in der Kreide von Grönland häufig. Die Art bzw. ihr sehr ähnliche werden auch für Böhmen, Tirol und Nordamerika angegeben. *C. Nilssonianum* Nathorst findet sich schon im Rhät Schwedens.

**Moriconia** Debby et Ettingshausen, Denkschr. Ak. Wien 17 (1855) 259. — Sprosse flach, fiederförmig verzweigt mit regelmäßigen, kurzen, anliegenden, oben abgerundeten, dekussierten Blättern.

*M. cyclotoxon* Debby et Ettingsh. in der Kreide von Aachen, Grönland und dem atlantischen Nordamerika.

**Phyllostrobus** Saporta, Pal. Franc. Pl. jur. 3 (1884) 635. — Zweige mit kurzen, schuppigen Blättern, Zapfen an *Libocedrus* oder *Callitris* erinnernd.

Jura (Kimmeridge), Frankreich.

### Anhang.

#### Ausgestorbene Coniferen, deren systematische Stellung noch mehr oder weniger unsicher ist.

Von

R. Kräusel.

**Palysia** Endlicher, Syn. Conif. (1847) 306. — Hauptäste quirlständig, mit bilateralen Seitenästen, mit linealen, 1-nervigen, spiralförmig stehenden, am Grunde herablaufenden Blättern. ♂ Blüten zylindrisch mit zahlreichen, spiralförmig stehenden Stam. ♀ Blüten mit zahlreichen Carp., endständig. Carp. spatelförmig, lang zugespitzt, am Grunde in einen Stiel verschmäler, auf dem Rücken gekielt, mit 10—12 Samen längs des Randes, diese in einer an *Dacrydium* erinnernden Cupula.

*P. sphenolepis* (Braun) Nathorst im Rhät von Franken und Schonen. Wahrscheinlich gehört die Gattung in die Nähe von *Dacrydium*, doch bestehen auch Ähnlichkeiten mit *Cunninghamia*.

**Walchia** Sternberg, Fl. d. Vorw. IV (1826), XXII. — Bäume, Seitenäste abstehend, zweizeilig, abwechselnd, mit spiralförmig gestellten, dreikantigen, sichelförmigen Blättern. Zweige erster Ordnung mit aufrecht stehenden, längeren Blättern. Zapfen eiförmig, mit spiralförmig stehenden, eiförmigen, zugespitzten, sich dachziegelig deckenden, nicht abfallenden Schuppen, nach Zeiller vielleicht 1-samig. ♂ Blüten nach Florin mit geflügelten

Pollenkörnern, ähnlich *Spencerites*. Sekundärholz araucarioid, dazu die als *Tylocendron* Weiss (*Schizodendron* Eichwald) bezeichneten Markkörper.

Zahlreiche Arten im Perm, wichtige Leitfossilien dieser Formation darstellend und überall in Europa verbreitet, im östlichen Nordamerika und in den Gondwana-Gebieten bisher nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

**Gomphostrobus** Marion, Compt. Rend. Ac. Sc. 110 (1890) 892. — Laub wie bei *Walchia*, Zapfen aber aus gedrängten, linealen, oben gegabelten Sporophyllen bestehend, diese mit je 1 Samen an der Basis.

*G. bifidus* (Geinitz) Zeiller aus dem Perm von Frankreich und Deutschland. Es handelt sich um einen sehr isolierten Typus, der aber meist mit *Walchia* zu den Araucariaceen gestellt wird.

**Doliostrobus** Marion, Ann. Sci. Géol. XX (1881) 60. — Zweige mit breiten, anliegenden, spiraling stehenden, schuppenartigen Blättern (wie bei *Pagiophyllum*), Zapfenschuppen dünn, dornartig zugespitzt, einsamig.

1 Art im Alttertiär von Südfrankreich.

**Entomolepis** Sap., Ann. Sc. Nat. 5 s. IV (1865) 55. — Zapfen mit großen, dünn lederartigen, längsgestreiften Schuppen, die mit einer zugespitzten und zurückgekrümmten, am Rande gewimperten, blattartigen Deckschuppe versehen sind.

*E. cynarocephala* Sap. im Oligocän von Armissan. Der Zapfen hat einige Ähnlichkeit mit manchen Abietineen, doch ist die Lage und Zahl der Samen nicht bekannt. — Ähnliche Zapfen mit je 2 Samen sind von Fliche als *Crossotolepis* Perroti aus dem Oligocän der französischen Alpen beschrieben worden. (Bull. Soc. géol. France 3 s. XXVII [1899] 474.)

**Schizolepis** Fr. Braun, Flora (1847) 86 (*Halochloris* Ettingsh.). — Zapfen zylindrisch, mit locker stehenden, tief zweispaltigen, in einem Stiel verschmälerten Schuppen mit 2 umgewendeten Samen. — Bäume mit Lang- und Kurztrieben, mit schmal linealen, spitzen, an den Kurztrieben dicht gedrängten Blättern.

Wenige Arten im Rhät und Jura, am bekanntesten *Sch. Brauni* Schenk, z. B. im Rhät von Franken. Neuerdings sind auch dreispaltige, dreisamige Schuppen bekannt geworden, die vielleicht hierher gehören. *Schizolepidella* Halle stimmt damit nur äußerlich überein. (Erg. schwed. Südpolarexpl. 3 [1913] 90.)

**Voltzia** Brongniart, Ann. Sci. nat. V (1828) 448 (*Glyptolepis* Schimp., *Glyptolepidium* Heer). — ♂ Blüten kurz gestielt, verkehrt-eiförmig. ♀ Blüten länglich; Carp. rundlich, am Grunde in einen Stiel verschmälert, mit 3—15lappiger Innenschuppe, an der 2 bis 3 hängende, geflügelte Samen stehen. — Bäume mit quirlständigen Ästen und abwechselnden, bilateralen Zweigen; die Blätter an den oberen Teilen der Äste linear und flach, an den unteren kurz, vierkantig, mit herablaufender Basis, Spaltöffnungen eingesenkt, durch einen Papillenkranz überwält, Holz araucarioid, mit *Tylocendron*-ähnlichem Mark.

Verbreitet vom Perm durch den Buntsandstein bis zum Mittleren Keuper. Im Zechstein Zweige, Zapfen und Samen von *V. Liebeana* Geinitz, *V. heterophylla* Brongn. im Buntsandstein, ähnliche Reste auch in Ostkanada, *V. coburgensis* Schrauth im Keuper-Süddeutschlands. Ob ähnliche Zweigreste aus den Gondwanagebieten hierher gehören, ist noch sehr zweifelhaft.

**Leptostrobus** Heer, Fl. foss. arct. 4. Amurland (1877) 72. — Zapfen schmal, zylindrisch, lang, mit locker gestellten, am oberen Rande gekerbten Schuppen, welche 2 bei-derseits geflügelte Samen tragen.

Einige Arten im braunen Jura Ostsibiriens und den Gondwanaschichten (Rhät?) von Ostafrika. Die Gattung ist in ihrer Stellung unklar, namentlich wenn dazu gestellte benadelte Kurztriebe wirklich hierher gehören. Die Zapfenschuppen sind von *Voltzia* kaum zu unterscheiden. — Diese wie die folgenden ähnlichen Formen hat Potonié daher auch als *Voltziopsis* zusammengefaßt.

**Cheirolepis** Schimp., Trait. Pal. Vég. 2 (1872) 247. — Zapfen zylindrisch, mit fast kreisrunden, 5spaltigen, kurz gestielten Schuppen, welche 2 umgewendete, schmal geflügelte Samen tragen. — Äste mit abwechselnden, 2zeiligen Zweigen, welche mit spiraling stehenden, kurzen, angedrückten Blättern besetzt sind.

*Ch. Münsteri* Schimp. im Rhät Frankens, *Ch. Escheri* Heer im unteren Lias des Aargau und Frankreichs.

**Swedenborgia** Nathorst, Paläont. (1878) 30. — Zapfen mit lockeren, spiralingen, handf. geteilten, langgestielten Schuppen, an denen ein einziger umgewendeter Samen sitzt.

*S. cryptomerioides* Nath. im Rhät von Schonen, ein sehr eigenartiger, isolierter Coniferen-typus.

**Widdringtonites** Endl. Syn. Conif. (1847) 241. — Zweige mit kurzen und spitzen, angedrückten, spiraling angeordneten Blättern.

Die älteste Form ist *W. Keuperianus* Heer aus der Lettenkohle von Süddeutschland und der Schweiz. Die Nadelepidermen dieser Art stimmen gut mit *Callitris* überein. (Kräusel, Senckenb. 5 [1923].) Diese und ähnliche Formen in Jura und Kreide dürften wohl echte Cupressaceen darstellen, leider kennt man Blüten und Zapfen noch nicht. *W. Reichii* (Ettingsh.) Heer ist weitverbreitet in der Kreide Sachsens, Grönlands und Nordamerikas.

**Pagiophyllum** Heer, Sect. Trav. Geol. Portug. (1881) 11. — (*Pachyphyllum* Saporta, *Moreauia* Pomel z. T., *Brachiphyllum* Brong z. T.) — Zweige mit spiraling stehenden, sich locker deckenden oder abstehenden, lederartigen, dreikantigen, eilanzettlichen, am Grunde herablaufenden Blättern.

Mehrere Arten im Jura, vielleicht noch älter, bis in die Kreide reichend, die meist mit Araucariaceen verglichen werden. Sie sind oft schwer von der folgenden Gattung zu trennen.

**Brachiphyllum** Brongn., Ann. Sc. Nat. V (1828) 109. — Fiederförmig verzweigte Sprosse mit ± deutlich spiraling stehenden, dicht gedrängten, dreikantigen, dreieckigen oder rhombischen, am Grunde herablaufenden Blättern, diese an der Außenseite oft buckelartig erhöht.

Mehrere Arten in Jura und unterer Kreide, die wenigen, ungenau bekannten Zapfen etwas an Abietineen erinnernd. Die Zweige gleichen *Arthotaxis* am meisten. Die »Gattung«, meist zu den Cupressineen gestellt, ist sicher nicht einheitlich. Als *Brachyozylon* Hollick et Jeffrey bezeichnete Holzreste aus der Kreide Nordamerikas haben damit nichts zu tun.

**Elatides** Heer, Fl. foss. arct. 4. Amurland (1877) 77. — Sprosse mit gekrümmten, dünnen, spiraling stehenden kurzen Nadeln, Zapfen länglich-oval, Zapfenschuppen dünn, sich dachziegelartig deckend, vorn schmäler, bzw. deutlich zugespitzt, vielleicht einsamig.

Mehrere Arten im Rhät, Jura und unterer Kreide, ohne Zapfen kaum von *Araucaria*, *Pagiophyllum* u. ä. zu unterscheiden.

**Elatocladus** Halle, Wiss. Erg. Schwed. Südpolarexpl. 8 (1913) 82. — Sammeltypus, für dimorphe sterile Coniferenzweige mit dorsiventraler bzw. spiraler Beblätterung.

Mehrere Arten im Jura und Kreide, die früher voreilig als *Taxites*, *Cunninghamites*, *Sequoia* usw. bezeichnet wurden (ähnlich auch *Retinosporites* Holden [Bot. Gaz. 60 (1915) 215]).

**Ullmannia** Göpp., Mon. foss. Conif. (1850) 185. — Zweige mit spiraling stehenden, kurz zungenförmigen, lanzettlichen oder linealen Blättern von derber Konsistenz und radialem Bau; ein zentraler Blattnerv, welcher beiderseits von einem breiten Flügel Netzfasertracheiden gesäumt ist, Spaltöffnungen gleichmäßig verteilt, eingesenkt, von einem Papillenkranz umgeben, Holz anscheinend araucarioid.

Wenige Arten, im Zechstein oder Kupferschiefer von Ilmenau, Mansfeld, Gera; *U. Bronnii* Göpp. besonders häufig im Kupferschiefer von Gera und Frankenberg in Hessen, zusammen mit Fruchtschuppen von *Voltszia Liebeana* Geinitz. Andere Arten im Perm Schlesiens, Böhmens, Rußlands. Zusammen mit *U. Bronnii* kommen Zapfen und Schuppen vor, die aber auch zu einer anderen Conifere gehören können und daher besser als *Strobilites Bronnii* Solms bezeichnet werden. Es ist überhaupt fraglich, ob es sich bei *Ullmannia* um eine genetische Einheit handelt.

**Cyclopitys** Schmalhausen, Mém. Ac. St. Petersb. XXVII (1879) 39. — Nur Zweigfragmente, an welchen lineare, gegen die Spitze allmählich verschmälerte Blätter zu 2—6 oder 10—12 in einem Quirl stehen. Blüten und Früchte sind nicht bekannt.

Im Jura nicht selten. *C. Nordenskiöldi* (Heer) Schmalhausen im Jura Spitzbergens und Norwegens. Andere im Perm Rußlands und Sibirien. Zeiller vermutet, daß es sich eher um *Equisetales* oder *Sphenophyllales* handelt.

**Plutonia** Velenovsky, Rozpr. Kr. Česk. Spol. 7 (1889) 11. — Zapfen etwa 3 cm lang, Zapfenschuppen spiraling stehend, dünn, flach, vorn zugespitzt, an *Tsuga* erinnernd, Zweige mit breiten, langen, an *Abies* erinnernden, spiraling angeordneten Nadeln.

*Plutonia cretacea* Velen. im böhmischen Cenoman.

**Raritania** Hollick et Jeffrey, Mem. New York Bot. Gard. III (1909) 52. — Gablig verzweigte, dünne Sprosse mit winzigen, stachelartigen, dem freien Auge kaum kennlichen Blättchen.

*R. gracilis* (Newberry) Holl. et Jeffr. in der Kreide von Nordamerika.

**Sphenolepidium** Heer, Sect. trav. geol. Portug. (1881) 19 (*Sphenolepis* Schenk). — Zapfen länglich oder kuglig, klein, an kurzen Seitenästchen mit lederartigen, keilförmigen,

am oberen Rande abgestützten, bei der Reife horizontal abstehenden Schuppen, Blätter spiraling angeordnet, klein, schuppenförmig, am Grunde ± herablaufend.

Mehrere Arten, namentlich in der unteren Kreide.

## Fossile Coniferenhölzer

von

R. Kräusel.

**Wichtigste Literatur:** Gothan, W., Abhandl. Preuß. Geol. Land.-Anst. N. F. 44 (1905). — Seward, A. C., Fossil Plants IV (1919) 187. — Kräusel, R., Jahrb. Preuß. Geol. Land.-Anst. 38, II (1919). — Ders., Paläontographica 62 (1919). — Ders., Senckenbergiana II (1920) 99 und VIII (1926). Eckhold, W., Jahrb. Preuß. Geol. Land.-Anst. 42 (f. 1921) (1922) 472.

Fossile Hölzer vom Bau des Coniferenholzes, also ohne Gefäße, nur aus Tracheiden und Parenchym in Sekundärholz bestehend, finden sich in allen Formationen, meistens recht häufig. Bei dem einförmigen Bau des Coniferenholzes ist es oft schwierig, solche Hölzer bestimmten Gruppen zuzuweisen. Die älteren Anatomen glaubten, nur 5 Bauarten unterscheiden zu können: *Araucarioxylon* Kraus, *Cupressinoxylon* Göppert, *Cedroxyton* Kraus, *Pityoxylon* Kraus, und *Taxoxylon* Kraus, und zu diesen »Gattungen« sind sehr viele Fossilien gestellt worden, oft von sehr geringem Wert. Die Bezeichnung *Araucarioxylon* ist irreführend, nachdem sich ergeben hat, daß eine ganze Reihe von paläozoischen Gymnospermen, die nichts mit den Coniferen zu tun haben, »araucarioides« Holz besitzen. Die Bezeichnung *Dadoxylon* Endl. ist daher vorzuziehen.

Neuere Untersuchungen haben nun gezeigt, daß eine holz-anatomische Unterscheidung der Coniferengattungen oder doch kleinerer Gattungsgruppen sehr wohl möglich ist. Tüpfelung der Tracheiden, Auftreten von Holzparenchym, Harzgängen und Quertracheiden, vor allem aber die Ausbildung der Markstrahlwände bzw. die Tüpfel der Tracheiden gegen diese (Kreuzungsfeldtüpfel) kommen da in Frage. Unter Hinweis auf die oben genannte Spezialliteratur können hier nur die so unterschiedenen »Gattungen« unter Hinzufügung der entsprechenden lebenden Arten aufgezählt werden.

**Dadoxylon** Endl. (*Araucarioxylon* Kraus, *Araucarites* Göpp.). Ohne Harzgänge, meist ohne Parenchym, Tracheidentüpfel alternierend und sich abplattend, Kreuzungsfeldtüpfel zahlreich, klein, spaltenförmig (*Araucaria*, *Agathis*).

Die Dadoxyla älterer Schichten sind in ihrer Verwandtschaft unklar, zum großen Teil sind es keine Coniferen, sondern *Cordaitales* usw., ohne daß eine sichere Trennung zur Zeit möglich ist. Jüngere Formen stellen dagegen z. T. echte Araucariaceen dar, z. B. *D. aegyptiacum* Ung. in der Kreide von Ägypten, *D. aparenchymatosum* Gothan im Tertiär Patagoniens.

**Taxoxylon** Kraus (*Taxites* Göpp.). Tracheidentüpfel opponiert, rund, Tracheiden mit Spiralverdickungen. Ihr Bau gestattet die Unterscheidung der lebenden Formen (*Taxus*, *Cephalotaxus*, *Torreya*).

Die Bestimmung sämtlicher hierher gestellter Fossilien beruht auf einem Irrtum, indem die durch Zersetzung bedingte Spiralstreifung mit Spiralverdickungen verwechselt worden ist.

**Cedroxyton** (Kraus) Gothan. Tracheidentüpfel opponiert, rund, Markstrahlzellwände getüpfelt (Abietineentüpfelung), Quertracheiden, wenn vorhanden, glattwandig. Parenchym fehlend oder spärlich, Harzgänge nur im Wundholz. (Pinaceen außer den folgenden.)

Nur wenige Arten in Kreide und Tertiär.

**Piceoxylon** Gothan (*Pityoxylon* Kraus z. T.). Tracheidentüpfel opponiert, rund, Parenchym vorhanden, Harzgänge dickwandig, Quertracheiden glattwandig, Markstrahlzellwände mit Abietineentüpfelung. (Umfaßt *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*, die durch den feineren Bau [wie Anordnung des Parenchym, Spiralverdickungen bei *Pseudotsuga*] zu unterscheiden sind.)

*P. laricinum* im Tertiär Schlesiens, *P. Pseudotsugae* Gothan im Tertiär Kaliforniens, ähnliche in Schlesien und Steiermark, *P. antiquius* Gothan ohne Quertracheiden, Untere Kreide von Spitzbergen (oder älter), eines der ältesten Piceoxyla.

**Pinuxylon** Gothan (*Pityoxylon* Kraus z. T.). Wie die vorige, Harzgänge aber in der Regel sehr dünnwandig, Markstrahltüpfel eiporig, oft sehr groß, Quertracheiden meist mit Zacken (*Pinus*, die einzelnen Sektionen z. T. gut unterscheidbar).

Zahlreiche Arten in Kreide und Tertiär, die älteren ohne Quertracheiden.

**Podocarpoxylon** Gothan (*Mesembryoxylon* Seward z. T.). Tracheidentüpfel opponiert, Holzparenchym glattwandig, oft spärlich, Kreuzungsfeldtüpfel ± senkrecht, eiporig oder mit schlitzförmigem Porus (*Podocarpus* und andere Podocarpaceen).

Mehrere Arten in Kreide und Tertiär, auf der Südhalbkugel, aber auch in Europa.

**Phyllocladoxylon** Gothan (*Mesembryoxylon* Seward z. T.) wie die vorige, Kreuzungsfeldtüpfel aber groß, eiporig (*Phyllocladus* und der Rest der Podocarpaceen).

*Ph. antarcticum* Gothan im Tertiär der Seymourinsel und Patagoniens, *Ph. Mülleri* (Schenk) Gothan im Pliocän Australiens. Ältere Formen aus Unterer Kreide und Oberem Jura dürften ausgestorbenen Coniferen angehören.

**Cupressinoxylon** (Göpp.) Gothan. Tracheidentüpfel opponiert, Holzparenchym und Markstrahlzellwände glattwandig, Harzgänge und Quertracheiden fehlend, Kreuzungsfeldtüpfel mit schrägem Porus (cupressoide Tüpfel). (Umfaßt die Mehrzahl der Cupressaceen und einige Taxodiaceen, deren Unterscheidung nicht immer möglich ist.)

Zahlreiche Arten vom Lias bis zum Tertiär.

**Juniperoxylon** (Houlbert) Kräusel, wie die vorige, Markstrahlzellwände aber getüpfelt. (*Juniperus* und einige andere Cupressaceen.)

*J. silesiacum* Kräusel sehr häufig in der miocänen Braunkohle Deutschlands und Hollands.

**Glyptostroboxylon** Conwentz, wie die vorige, Kreuzungsfeldtüpfel aber typisch eiporig (*Glyptostrobus*).

*G. tenerum* (Kraus) Conwentz, in der miocänen Braunkohle.

**Taxodioxylon** (Hartig) Gothan, wie die vorige, Kreuzungsfeldtüpfel im Frühholz horizontal stehend, mit breitem Porus (*Taxodium*, *Sequoia sempervirens*).

*T. taxodii* Gothan und *T. sequoianum* häufig in der miocänen Braunkohle Europas und wohl auch Nordamerikas. Es dürfte sich um das Holz von *Taxodium distichum miocenicum* und von *Sequoia Langsdorffii* handeln. Hierher dürften zahlreiche, unter den verschiedensten Namen beschriebene Stücke gehören.

Neben diesen Fossilien, die im Bau ganz mit lebenden Coniferen übereinstimmen, finden sich im Mesozoikum (meist Oberer Jura—Untere Kreide) andere, die Züge der älteren Dadoxyla mit Merkmalen der anderen Gruppen vereinigen. Eine Zusammenstellung dieser für die Entwicklung der Coniferen wichtigen Formen (*Protopinaceae* Kräusel) hat Eckhold (a. a. O. 486) im Anschluß an Kräusel gegeben. Er unterscheidet da also *Protopicoxylon*, *Protocedroxylon* usw.

Schließlich gibt es noch Coniferenhölzer, die wenig oder gar keine Ähnlichkeiten mit lebenden aufweisen, z. B. *Xenoxyylon* Gothan im Mesozoikum, mit sehr großen, sich abplattenden Tracheidentüpfeln und Eiporen, u. a. (Vgl. die Zusammenstellung bei Kräusel [Paläontogr. 62 (1919) 257].) Zu welchen auf Grund des Zapfenbaues und der Beblätterung unterschiedenen fossilen Coniferengattungen die Hölzer der beiden letzten Gruppen gehören, ist mit Ausnahme sehr weniger Fälle noch völlig unbekannt.

## 7. Klasse Gnetales

von

**Fr. Markgraf.**

Mit 25 Figuren.

**Wichtigste Literatur:** E. A. N. Arber and Parkin, Studies on the evolution of the Angiosperms. The relationship of the Angiosperms to the Gnetales. Ann. of Bot. XXII (1908) 489.—Benson, The origin of flowering plants, New Phytologist III (1904) 49.—Karsten, Zur Phylogenie der Angiospermen. Zeitschr. f. Bot. X (1918) 369.—Lignier et Tison, Les Gnétales sont des Angiospermes apétales. Comptes Rend. Acad. Paris 152 (1911) 201.—Lignier et Tison, Les Gnétales, leurs fleurs et leur position systématique, Ann. Sc. Nat. 9. Ser. Bot. XVI (1912) 55.—von Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik 3. Aufl. (Wien 1923) 455.

Die drei Gattungen der *Gnetales* werden meist in eine Familie zusammengefaßt. Es kann aber nicht zweifelhaft sein, daß dieser ein ganz anderer Rang und ein größerer phylogenetischer Umfang zukommt als den meisten Familien der Angiospermen. Ich habe es deshalb vorgezogen, statt dessen drei Familien aufrecht zu erhalten. Ist es doch nicht möglich, die Blüten der drei Gattungen mit unwiderleglichen Beweisen zu homologisieren

— die Trennung der drei ist eben schon alt und daher scharf —; zeigen sie doch ferner in den Befruchtungsverhältnissen größere Unterschiede als etwa die ganze Klasse der Dikotylen in sich. Endlich weichen sie auch vegetativ erheblich voneinander ab.

Demgegenüber ist jedoch eine gewisse Ähnlichkeit der drei Gattungen untereinander in manchen Eigenschaften nicht zu erkennen, so daß eine höhere Einheit, die sie zusammen den anderen Reihen der Gymnospermen entgegenstellt, durchaus naturgemäß ist. Hierher kann man z. B. die Blattstellung, das Verzweigungssystem, den Bau der Blütenstände, viele Einzelheiten der Blüten selbst und eine Reihe anatomischer Besonderheiten rechnen, wie den Besitz echter Gefäße im sekundären Holz, den Besitz von Schleimgängen und Hakenzellen, das Fehlen von Harzgängen.

Wo aber der Anschluß der *Gnetales* an andere Reihen gesucht werden muß, darüber gibt es, solange Verbindungsglieder nicht aufgefunden werden, nur Vermutungen. Schon die Frage, wo er gesucht werden kann, ist in allerverschiedenster Weise beantwortet worden. Wenn man die beobachteten Tatsachen vorsichtig durch Vergleiche in ihrem Homologiewert zu deuten versucht, nicht zum Zweck eines bestimmten Einzelvergleichs vorher umdeutet, so ergibt sich:

Die *Gnetales* sind Gymnospermen, deren Samenanlagen eine eigenartige Integumentröhre besitzen (solche kommt auch bei *Cycadofilices* vor) und wenigstens in *Ephedra* Archegonien wie bei Coniferen aufweisen. Einzelheiten, namentlich im Bau der Samenanlage und der Gametophyten, erinnern sogar an ganz bestimmte Gruppen der Gymnospermen oder ihrer Vorfahren, aber an verschiedene. Da man bei alleinstehenden Typen überhaupt nicht Analogie und Homologie, Konvergenz und Verwandtschaft trennen kann, so folgt hieraus bestenfalls, daß die *Gnetales* mehrere Merkmale der Urgymnospermen aufweisen, die wir zerstreut bei anderen Abkömmlingen jener wiederfinden. Denn sie sind sicher alt; das geht schon aus ihrer weiten und stark zerstreuten Verbreitung über die Erde hervor.

Es zeigt sich außerdem in ihrer weitgehenden Differenzierung, die sie an Reduktion der Gametophyten auf die höchste Stufe der Gymnospermen zu stellen nötigt. Besitzen sie doch sogar erhebliche Anklänge an die Angiospermen! Bei *Gnetum* werden freie Kerne befruchtet; das Pollenkorn enthält nur 2 bis 3 Zellen; ein dikotyler Embryo geht aus der Befruchtung hervor. Äußerlich sind die netzadrigen Blätter von *Gnetum* und die Mikrosporophylle, die den Angiospermen-Staubgefäßen so ähneln, anatomisch die echten Gefäße solche Anklänge. Aber nie liegt eine völlige Übereinstimmung, vielfach nur eine scheinbare Ähnlichkeit vor. So sind wir gezwungen, die *Gnetales* als Endglieder einer Entwicklung anzusehen, die in den Eigenschaften der Gymnospermen vor sich geht und teilweise an Organisationshöhe in die Schicht hinaufreicht, in der die Angiospermen ihre gegenwärtige große Entfaltung vollzogen haben.

Die im folgenden gewählte Reihenfolge stellt die Ephedraceen als die embryologisch primitivste Sippe voran; Welwitschiaceen und Gnetaceen sind in dieser Hinsicht abgeleiteter, ihre Anordnung soll aber keinen Rang zueinander kennzeichnen.

**Fossiles Vorkommen** (R. K r ä u s e l): Die aus tertären, namentlich eocänen Schichten als *Ephedrites* beschriebenen sterilen Zweige sind sehr zweifelhaft. C. u. E. M. R e i d beschrieben aus dem Pliocän von Renver eine ♂ Blütenachse als *Gnetum scandens* var. *robustum*.

### Übersicht über die Familien der Gnetales.

- A. Blüten diözisch oder monözisch, dekussiert in kurzen, lockeren, wenigblütigen Zapfen; ♂ mit zwei medianen Hüllblättern und einer Säule, die mehrere 2- bis 3-fächerige Synangien trägt; ♀ aus einer taschenförmigen Hülle bestehend, die eine Samenanlage mit röhrenförmig verlängertem Integument umschließt. — Rutensträucher mit entfernten, quirligen Schuppenblättern. — Trockengebiete Innersasiens, des Mittelmeergebiets, Nord- und Südamerikas . . . . . **Ephedraceae.**
- B. ♂ Blüten mit einer taschenförmigen Hülle, darin 6 dreifächerige Synangien auf Stielen, die unten durch eine Haut verbunden sind; innerhalb dieser eine rudimentäre Samenanlage mit röhrenförmigen Mikropyle. ♀ Blüten mit einer seitlich breit geflügelten Hülle, in der die Samenanlage mit dem röhrlig ausgezogenen Integument steckt. — Holziger Kurzstamm mit zwei ausdauernden, bandförmigen, gegenständigen Blättern. Blütenstände diözisch, zapfenartig, vielblütig, mit dicht dachig geschlossenen, dekuss.

sierten Deckblättern auf dichasialen, am Rande des Stammgipfels entspringenden Sproßsystemen. — Küstenwüste Westafrikas . . . . . Welwitschiaceae.

C. ♂ Blüten zahlreich oberhalb von Hochblattringen, aus einer taschenförmigen Hülle und einem Stiel mit 2 bis 1 Sporangien bestehend. ♀ Blüten quirlig oberhalb von Hochblattringen, mit zwei Hüllen außerhalb des röhrlig ausgezogenen Integuments. — Kletternde oder aufrechte Holzgewächse mit netzadrigen Blättern und diözischen, zapfenartigen Blütenständen in zymöser Anordnung oder unverzweigt. — Regen- und Nebelwälder der Tropen Asiens, Westafrikas und des Amazonenstromgebiets . Gnetaceae.

## Ephedraceae

von

Fr. Markgraf.

Mit 8 Figuren.

*Ephedraceae* v. Wettst., Handb. d. syst. Bot. 1. Aufl. (1903) 155. — *Ephedreae* Reichenb., Consp. regni veg. (1828) 79 emend. — *Gnetaceae-Ephedroideae* Engl., Syllabus, 1. Aufl. (1892) 63.

**Wichtigste Literatur:** Allgemeine Werke: *Kirstein*, Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzengruppe der Gymnospermen, Bot. Arch. II (1922) 57. — *Lotsy*, Vorträge über botanische Stammesgeschichte III 1 (Jena 1911) 287. — *C. A. Meyer*, Versuch einer Monographie der Gattung *Ephedra*, Mém. Acad. St. Pétersb. 6. Ser. VII 2 (1849) 225. — *Stapf*, Die Arten der Gattung *Ephedra*, Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 56 (1889) Abt. 2, S. 1—112. — *Strasburger*, Die Coniferen und die Gnetaceen, Jena 1872. — *Strasburger*, Die Angiospermen und die Gymnospermen, Jena 1879. — Morphologie und Anatomie: *Bailey*, Some salient lines of specialization in tracheary pitting I. Gymnospermae, Ann. of Bot. XXXIX (1925) 593. — *Bertrand*, Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnetacées et les Conifères II. *Ephedra*, Ann. Sc. Nat. 5. Ser. Bot. XX (1874) 19. — *Boddle and Worsdell*, On the comparative anatomy of the Casuarineae, with special reference to *Gnetaceae* and *Cupuliferae*, Ann. of Bot. VIII (1894) 249. — *Vans*, The stem of *Ephedra*, Bot. Gaz. XIII (1888) 265. — *Graham*, On the histology of the *Ephedreae*, with special reference to the value of the histology for systematic purposes, Transact. R. Soc. Edinburgh 46 (1909) 203. — *Graham*, Light sense organs in xerophilous stems, Nature (London) 75 (1907) 535. — *Graham*, On the light sense organs in *Ephedreae*, Transact. Scotch Micr. Soc. März 1907. — *Greguss*, Die ökologische Bedeutung des Trennungsgewebes an den Ästen der Ephedreen, Bot. Közlemények XVIII (1920) 1. — *Greguss*, Ein Gedanke zur polyphyletischen Entwicklung der Pflanzenwelt, Beih. Bot. Zentralbl. 2. Abt. XXXVI (1918) 263. — *Land*, Vegetative reproduction in an *Ephedra*, Bot. Gaz. LV (1913) 439. — *Lignier et Tison*, La structure méduloséenne chez les *Ephedra*, Bull. Soc. Bot. France LXIII (1916) 46. — *von Mohl*, Über den Bau der großen getüpfelten Röhren von *Ephedra*, Linnaea VI (1831) 593. — *Nicolas*, Observations sur l'anatomie des *Ephedra* du Nord de l'Afrique, Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord IX (1918) 186. — *Solms-Laubach*, Über einige geformte Vorkommnisse oxalsaurer Kalkes in lebenden Zellmembranen, Bot. Zeitg. XXIX (1871) 509, 525, 541. — *Strasburger*, Über den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen (Jena 1891) 140. — *Thompson*, The anatomy and relationship of the *Gnetales* I. The genus *Ephedra*, Ann. of Bot. XXVI (1912) 1077. — Blütenverhältnisse: *Eichler*, Blütendiagramme Band 1 (Leipzig 1875) 70. — *De Haan*, Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments, Rec. Trav. Bot. Néerl. XVII (1920) 284. — *Lignier*, La fleur des Gnetacées est-elle intermédiaire entre celle des Gymnospermes et celle des Angiospermes? Bull. Soc. Linn. Norm. Sér. 5, VII (1903) 55. — *Lignier et Tison*, La fleur femelle de l'*Ephedra* est trimère, Bull. Soc. Bot. France LVIII (1911) 178. — *Sigriantski*, Quelques observations sur l'*Ephedra helvetica* Mey., Dissert. Genf 1913. — *Thoday and Berridge*, The anatomy and morphology of the inflorescences and flowers of *Ephedra*, Ann. of Bot. XXVI (1912) 953. — *van Tieghem*, Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnetacées, Ann. Sc. Nat. 5. Ser. Bot. X (1869) 269. — *von Wettstein*, Über das Vorkommen zweigeschlechtiger Infloreszenzen bei *Ephedra*, Festschr. Natw. Vereins Wien (1907) 21. — *Worsdell*, The vascular structure of the »flowers« of the *Gnetaceae*, Ann. of Bot. XV (1901) 766. — Befruchtung und Entwicklung: *Berridge*, Fertilization in *Ephedra altissima*, Ann. of Bot. XXIII (1909) 509. — *Berridge*, The origin of triple fusion, New Phytologist VI (1907) 279. — *Berridge and Sanday*, Oogenesis and embryogeny in *Ephedra distachya*, New Phytologist VI (1907) 127—134. — *Buchholz*, Embryo development and polyembryony in relation to the phylogeny of Conifers, Amer. Journ. Bot. VII (1920) 142. — *Bürgerstein*, Über das Verhalten der Gymno-

spermenkeimlinge im Lichte und im Dunkeln, Ber. Deutsch. Bot. Ges. XVIII (1900) 182. — Cavarra, Sulla germinazione del polline nelle *Ephedra*, Bull. Accad. Gioenia sc. ed arte Catania 81 (1904) 5. — Cavarra e Rogasi, Ricerche sulla fecondazione ed embriogenia dell'*Ephedra campylopoda*, Rendic. Congr. Naz. Bot. Palermo (1902) 67. — Herzfeld, *Ephedra campylopoda* Mey., Morphologie der weiblichen Blüte und Befruchtungsvorgang, Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-natw. Kl. 98 (1922) 243. — Hill and de Fraigne, On the seedling structure of Gymnosperms, IV. Ann. of Bot. XXIV (1910) 322. — Jaccard, Recherches embryologiques sur l'*Ephedra helvetica*, Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. XXX (1894) 46. — Land, Spermatogenesis and oogenesis in *Ephedra trifurca*, Bot. Gaz. XXXVIII (1904) 1. — Land, Fertilization and embryogeny in *Ephedra trifurca*, Bot. Gaz. XLIV (1907) 273. — Porsch, Über einige neuere, phylogenetisch bemerkenswerte Ergebnisse der Gametophytenerforschung der Gymnospermen, Festschr. natw. Vereins Wien (1907) 66, 86, 101. — Porsch, *Ephedra campylopoda* C. A. Mey., eine entomophile Gymnosperme, Ber. Deutsch. Bot. Ges. XXVIII (1910) 404—412. — Porsch, Der Nektartropfen von *Ephedra campylopoda* C. A. Mey., Ber. Deutsch. Bot. Ges. XXXIV (1916) 202. —

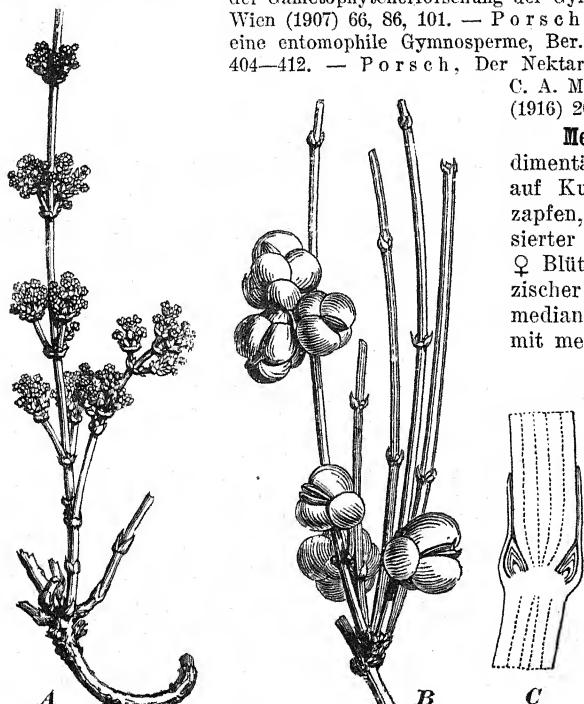


Fig. 216. A ♂ Zweig, B ♀ fruchtender Zweig einer *Ephedra* (nach Le Maout et Decaisne). — C Längsschnitt durch einen Knoten von *E. distachya* mit zwei Achsellknospen im Schutz der Laubblätter (nach v. Kiehrner).

besteht lange nur aus einer Pfahlwurzel; diese wird aber allmählich im Wachstum von Adventivwurzeln des Hypokotyls oder der Stammbasis überholt. Wurzelhaare sind reichlich vorhanden, eine Mykorrhiza fehlt.

Der Hauptstamm verzweigt sich sehr früh — oft entwickeln schon die Keimblätter Achsellknospen — und bleibt mit der Zeit hinter den Seitenzweigen im Wachstum zurück. Diese stehen immer in zwei- oder drei-, selten viergliedrigen, alternierenden Quirlen. Dadurch daß aber die untersten oder mittleren Internodien jedes Sprosses gestaucht bleiben, entsteht ein Büschelwuchs; dieser nimmt akropetal rasch ab, weil die Knospen sich nach oben zu verlieren. Adventivknospen werden nicht gebildet, dagegen kommen bisweilen serial aufsteigende Beiknospen vor. Die Achsellknospen sind unter der enganliegenden Blattscheide gut verborgen (Fig. 216 C).

Die jungen Zweige, die noch im Dienste der Assimilation stehen, vermögen sich aktiv in die günstigste Lichtlage zu drehen, da ihre basale, interkalare Wachstumszone lange

Merkmale. Rutensträucher mit rudimentären, quirlständigen Blättern und auf Kurztrieben endständigen Blütenzapfen, die in der Achsel weniger, dekussierter Deckschuppen entweder ♂ oder ♀ Blüten in diözischer, selten gynodiozischer Verteilung tragen. ♂ Blüte: zwei mediane Hülleblätter schließen eine Säule mit mehreren 2—3-fächerigen Synangien ein; ♀ Blüte: aus einer taschenförmigen Hülle erhebt sich eine Samenanlage, deren Integument in eine schief abgestutzte Röhre ausgezogen ist.

**Vegetationsorgane und Sproßverhältnisse** (Fig. 216). Infolge ihrer xerophilen Wuchsform ähneln sich die Vegetationsorgane aller *Ephedra*-Arten sehr. Unterschiede werden durch die Verzweigung bedingt, die rasige, strauchige, baumartige, Hänge- und Kletterformen hervorruft\*).

Das Wurzelsystem

\* ) In allerneuester Zeit teilt Košanin die Entdeckung einer parasitisch auf *Juniperus excelsa* M. B. wachsenden *Ephedra* aus Mazedonien mit, deren genauere Untersuchung noch folgen soll. (Glasnik Skopskog Nautschkog Druschtwa I (1925) 7 Ann. 1.).

meristematisch bleibt. Sie vollführen auf diese Weise starke Krümmungen, die auf eine für die Lichtrichtung gut abgestimmte Reizempfangseinrichtung schließen lassen. Vielleicht werden sie dabei durch die Verdickungspapillen der Epidermis unterstützt, von denen z. B. bei *E. altissima* festgestellt worden ist, daß sie Gegenstände auf der Innenvand der Zelle abbilden.

Wenn die jungen Zweige für die Assimilation ausscheiden, werden sie entweder mit Hilfe eines über dem Knoten liegenden, flachzelligen Trennungsgewebes, das nach außen bis an das Kambium reicht, abgeworfen, oder sie legen sekundäres Holz an, das von der Trennungszone nicht durchsetzt wird, und werden so zu immer festeren Tragästen. Der Zweigfall kann fortwährend oder periodisch erfolgen. Besonders deutlich ist er bei Arten, die eine Kälte- oder Dürrezeit zu überstehen haben, zu Beginn dieser Periode. Man kann ihn künstlich durch Trockenhalten des Bodens oder der Luft hervorrufen, und zwar um so stärker, je größer der Gegensatz zu den vorher herrschenden Feuchtigkeitsverhältnissen ist. Auch Zuhnahme der Feuchtigkeit soll dieselbe Wirkung ausüben.

Eine Eigentümlichkeit der *Ephedra*-Arten, die lockeren Boden bewohnen, sind die unterirdischen *Ausläufer*, die aus verschütteten Knoten entspringen, weit davorkriechen, sich stark verzweigen, sobald sie sich der Oberfläche wieder nähern, und dort mit Adventivwurzeln eine neue Pflanze verankern.

Die Blätter stehen, wie schon aus den Angaben über die Achselsprosse folgt, in alternierenden Quirlen, meist gegenständig, bei manchen Arten ± regelmäßig zu dreien, selten zu vier. Ihre Spreite — nur bei wenigen Arten ausgebildet — ist halbzylindrisch, etwa 1 mm. dick, kurz und hinfällig. Gewöhnlich bestehen die Blätter nur aus der Scheide mit grünem, dreieckigem Rückenfeld und häutigen Rändern, die meist mit denen der angrenzenden verwachsen. Sie wittern schließlich ab und lassen nur einen Ring um den Zweig als Blattnarbe übrig. An den Ausläufern sind sie als bleiche, später braune, etwas fleischige Schuppen ausgebildet; auch diese brechen zuletzt ab.

**Anatomie der Vegetationsorgane.** Anatomisch ist *Ephedra* wie alle *Gnetales* durch den Besitz von primitiven Gefäßen ausgezeichnet, die im Keimling in Übergangsformen zu Hoftüpfeltracheiden vorkommen und nur in den Stengelknoten fehlen. Die Querwände der Gefäßglieder werden nicht wie bei den Angiospermen ganz aufgelöst, sondern nur von Löchern durchsetzt, die aus Hoftüpfeln entstanden sind (Fig. 217). Im übrigen schließt sich *Ephedra* nach Thomsom's Untersuchungen anatomisch besser an Coniferen und dikotyle Angiospermen als an irgendwelche primitiveren Gymnospermen an. So besitzt die Gattung als Hauptmasse des Holzes Tracheiden mit Hoftüpfeln, die sich gegenseitig abplatten wie bei den Araucarieen, oder die gewöhnliche Form der Abietineentüpfel aufweisen; sie tragen diese auch an den Tangentialwänden und zeichnen sich durch gelegentliches Auftreten von Trabeculae, Sanoischen Streifen, echten (»tertiären«) Spiralverdickungen und Harzpropfen aus: Merkmale, die auch den Coniferen eigentlich sind. In den Holzparenchymzellen findet sich mitunter einfache Querfächerung, eine Erscheinung, die wieder bei Dikotylen weiter ausgebildet ist. Die Siebröhren entbehren Geleitzellen; ihre Siebplatten sind nach dem Coniferentypus in Längswänden und zu mehreren auf den ganz steil gestellten Querwänden angeordnet. Bemerkenswert sind auch die »breiten« Markstrahlen, die wie bei Quercus und anderen Dikotylen durch Vereinigung mehrerer vielreihiger entstehen; diese selbst bilden sich aus den einreihigen, für die Gattung typischen durch Umwandlung von Tracheiden in Markstrahlzellen. Auch »falsche«, das Mark nicht erreichende, Markstrahlen sind häufig.

Im ganzen ist der Zweig von einer oft papillösen, mit Kalkoxalat inkrustierten Epidermis umhüllt, unter der in Längsrissen Bastfasern, ebenfalls mit oxalsaurem Kalk in den Wänden, entlanglaufen, während die vertieften Längsrinnen zwischen diesen mit den

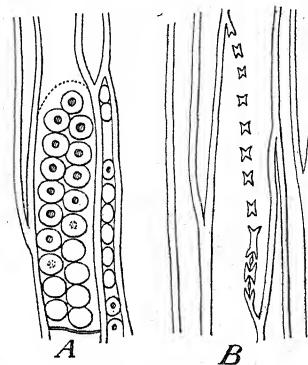


Fig. 217. A Längsschnitt durch ein Gefüll von *Ephedra distachya* var. *monostachya*, Aufsicht auf eine Querwand mit Löchern und erweiterten Hoftüpfeln. B Längsschnitt durch die Querwand eines Gefülls von *E. Gerardiana*. (Beide nach Thomsom.)

versenkten Spaltöffnungen ausgekleidet sind. Den Raum hierunter nimmt das palissadenartig gestreckte Assimilationsparenchym ein, das nach innen allmählich in die farblosen Zellen der Rinde mit eingestreuten Stereiden übergeht. Die Gefäßbündel, die auf der Leptomseite von Bastfasern begleitet werden, sind von einer Parenchyscheide eingeschlossen und durch einen Kambiumring verbunden, der aber erst nach dem Aufhören der Assimilation des Zweiges als Verdickungsring wirkt. Im übrigen ist ihr Bau normal. Bei der Peridermbildung wird die primäre Rinde einschließlich der Leitparenchyscheide abgestoßen. In den Ausläufern dienen Rinde und Mark als Stärkespeicher. Sie speichern auch in oberirdischen Sprossen Stoffe, z. B. bei einigen Arten Tannin.

Im Blatt sind nur wenige Zellagen entwickelt: ein einschichtiges, grünes Palissadengewebe unter der von Spaltöffnungen durchsetzten Epidermis, und ein schwaches Füllgewebe in der Umgebung der zwei getrennten, oben in Transfusionsgewebe endenden Leitbündel.

Die Wurzel besitzt dieselbe Anordnung des mechanischen Systems wie der Stamm. Ihre Leitbündel schließen sich bald zu einem ununterbrochenen Rohr zusammen, das ein nur schwach entwickeltes Mark umgibt. Den Abschluß der Rinde von dem Bündelstrang

durch eine Endodermis, wie sie St. r a s - b u r g e r beobachtete, konnte S t a p f nicht bestätigen. Aber ein Perikambium ist vorhanden, und aus diesem werden auch über den Gefäßbündeln die Seitenwurzeln gebildet. Die Rinde grenzt wie bei allen Coniferen und *Gnetales* ohne Epidermis an die Umgebung an und bildet von sich aus ganz normale Wurzelhaare.

Der allgemeine Bündelverlauf gestaltet nicht wie bei den anderen *Gnetales* mit konzentrischen Strängen, eine Beziehung zu primitiven Gymnospermen (*Cycadales*, *Bennettitales*) herauszulesen. In einem abnormen, androgynen Blütenstand von *Ephedra altissima* haben jedoch L i g - n i e r und T i s o n zwei konzentrische Bündelringe und einen zentralen Markstrang gefunden und deuten dies als

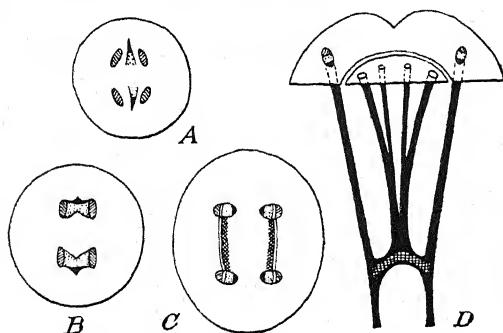


Fig. 218. Schema des Bündelverlaufs im Keimling von *Ephedra distachya*. A Querschnitt der Wurzel, B der Übergangsregion, C des Hypokotyls in Höhe der ersten Bündelabzweigungen. D Längsschnitt in der Mittelebene der Keimblätter. (Nach Hill und De Fraine.) Schwarz Protohadrom, punktiert Hadrom, schraffiert Leptom (auf den Querschnitten).

Hinweis auf die *Medullosoe*. Normal beginnt das Leitsystem (Fig. 218) in der Wurzel als diarches Hadrom, legt sich im Hypokotyl paarweise an vier Leptomstränge heran, das Protoxylem nach außen gekehrt, und teilt sich darüber in vier Stränge, die nach einer schwachen Drehung ihre Hadromteile paarweise einander zukehren. Diese treten zuletzt paarweise, senkrecht zur Protoxylemebene getrennt, in die Keimblätter ein. Vorher werden sie jedoch noch einmal durch je ein Band aus Tracheiden und Kambiumzellen parallel zur Protoxylemebene verbunden. Aus diesen Bändern entspringt jederseits ein weiteres Bündel, das sich alsbald zweimal gabelt und also mit 8 Strängen in den Hauptsproß eintritt. 8 sind es wenigstens bei den meisten Arten; je nach der Blattstellung kommen natürlich auch andere Zahlen vor. Immer ist aber die Verteilung an der Peripherie so, daß zwischen je zwei starken Bündeln zwei bis drei schwächeren liegen. In jedem Knoten wechseln diese Systeme miteinander ab. Sie vereinigen sich dabei in einem Ring, der aus dem Sektor der schwachen Stränge in jedes Blatt zwei — wie bei Dikotylen getrennte — Blattspuren abgibt. Deren Ursprung wird überwölbt durch die Leitbündel des Ringes, die sowohl zu ihren beiden Seiten wie zwischen ihnen weiter aufwärts führen. Der Strang zwischen ihnen gabelt sich unmittelbar darüber, und seine beiden Zweige vereinigen sich mit zwei Abzweigungen aus dem Ring zu dem einheitlichen Bündel der Achselknospe. Dann erst löst sich der Ring wieder in Einzelbündel auf, und zwar so, daß die oben erwähnte Alternanz gegen das vorhergehende Internodium zustande kommt.

**Blütenverhältnisse.** Die Blüten stehen, von dekussierten Deckblättern gestützt, in wenigblütigen Zapfen, die axilläre Kurztriebe abschließen. Häufig entspringen dicht

unter dem Endblütenstand noch zwei sitzende Zapfen aus den Achseln des obersten Laubblattpaars (Fig. 220 A). Die meisten Arten sind diözisch, doch kommen gelegentlich zweigeschlechtige Zapfen an ♂ Pflanzen vor. Regelmäßig ist dies der Fall bei *E. fragilis* var. *campylopoda* (Fig. 220 H). Diese Beobachtung veranlaßte v. Wettstein zu der Auffassung, daß dieser zweigeschlechtige Blütenstand der Angiospermenblüte homolog sei und also bei den den Angiospermen am nächsten stehenden *Gnetales* einen Schritt vorschreitender Entwicklung von der gymnospermen Eingeschlechtigkeit bedeute. Als Stütze für die progressive Deutung führt er an, daß die Erscheinung nur an den wüchsigeren, ♂, nicht den kurzen, ♀ Zapfen auftritt, und daß die Archegonien, trotzdem diese Blüten keine Samen liefern, gar nicht reduziert sind. Eine andere Form der Zweigeschlechtigkeit ist bei *E. foliata* verwirklicht: richtige ♀ Zapfen sitzen den ♂ endständig auf. Sonst trifft man auch einfache Monözie an; beide Geschlechter in getrennten Blütenständen auf demselben Strauch.

Die Bündelversorgung des Blütenstandes entspricht genau seinem Aufbau und ist sowohl in den beiden Geschlechtern wie bei den verschiedenen Arten in ihren Grundzügen dieselbe (Fig. 219). Von acht Stammbündeln gehen vier in das unterste, leere Deckblattpaar, die übrigen vier teilen sich in acht, die wieder vier in das nächste, dekussierte Deckblattpaar abgeben. Im ♂ Blütenstand trägt dieses Paar schon Blüten, und diese werden wie die ♀ Blüten und wie die vegetativen Achselknospen je mit zwei seitlichen Strängen aus den Hauptpaaren und mit einem medianen versehen, der aus der Verschmelzung zweier Abzweigungen der Deckblattbündel hervorgegangen ist.

Die männliche Blüte (Fig. 220 B, C) besteht aus zwei medianen Hochblättern, die einen bisweilen lateral gegabelten Stiel mit (Fig. 220 B—F) 2—8 Synangien an der Spitze einschließen. Da man Verschmelzungsstadien beobachten kann, werden die gespaltenen, mit vielen Synangien besetzten Stiele als primitiv betrachtet. Aus dieser Dichotomie und der farnartigen Einrollung in der Knospe bei *E. fragilis* (Fig. 220 G) suchen Thoday und Berridge die Homologie dieses Organs mit einem farnähnlichen Sporophyll wahrscheinlich zu machen. Sie weisen dabei auch auf die den Laubblättern entsprechende Nervatur des Stiels — zwei getrennte, bis fast zu den Synangien ungeteilte Stränge — hin. Diese kommen mit einem medianen Bündel zusammen aus der Blütenstandsachse hervor (s. o.), vereinigen sich auf eine kurze Strecke, steigen dann getrennt weiter, während das mediane bald aufhört oder bei *E. fragilis* in das hintere Hüllblatt eintritt. Bei allen anderen Arten erhalten die Hüllblätter keine Leitbündel. Die letzten Gabelungen im Antherophor liefern ein Bündel für jedes Synangium, das zwischen den Pollenfächern in Transfusionsgewebe aufgeht.

Die weibliche Blüte (Fig. 220 J) beginnt ebenfalls mit einer Hülle, die selbst in ihrer Ontogenie keine Gliederung erkennen läßt. Da sie aber gelegentlich bei Mißbildungen zwei Samenanlagen enthält, kann sie kein äußeres Integument sein. Am wahrscheinlichsten ist wohl ihre Deutung als verwachsene Basis zweier medianer Blätter, homolog denen der ♂ Blüte und der Außenhülle der ♀ bei *Welwitschia* (vgl. S. 424), bei der diese Annahme durch das gelegentliche Vorangehen zweier lateraler Bildungen, der ♂ Blüte entsprechend, größere Wahrscheinlichkeit gewinnt. Der Leitbündelverlauf bietet hier weiter keinen Fingerzeig. Die zwei seitlichen Bündel (s. o.) steigen in der beschriebenen Hülle bis zum obersten Rand und enden in Transfusionsgewebe; das mediane (s. o.) verhält sich bei einigen Arten ebenso, bei den meisten hört es aber schon unten auf. Es tritt dann mit paarigen Seitenzweigen der lateralen, bisweilen selbst wieder gegabelt, in den Raum unter dem Nucellus ein, wo alle diese Bahnenden enden.

Innerhalb der Außenhülle steht eine Samenanlage, eingehüllt in einen Mantel, der oben in ein feines, herausragendes Rohr ausläuft und sich morphologisch wie Entwicklungsgeschichtlich als Integument darstellt. Es ist überall, auch an der Basis, deutlich gegen den Nucellus abgegrenzt. Sein Mikropylorohr liegt an der Durchtrittsstelle durch

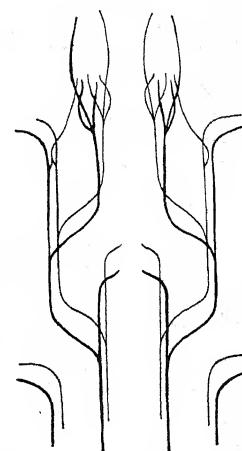


Fig. 219. Schema des Bündelverlaufs in einem ♀-Blütenstand von *Ephedra distachya*. (Nach Thoday und Berridge.) Erklärung im Text.

die Außenhülle einem Ring von Papillen dicht an, die von dieser gebildet werden und später verholzen. Von weiteren Eigenschaften dieser Organe wird bei den Befruchtungsvorgängen die Rede sein.

Die unfruchtbaren ♀ Endblüten in den ♂ Zapfen von *E. fragilis* var. *campylopoda* erfahren eine Mißbildung, indem ihre Außenhülle sich oben einkrümmkt, dadurch das Mikropylrohr gefangen hält und zu Verbiegungen zwingt. Erst kurz vor der Vollblüte gelingt diesem die Befreiung. Es kann auch Pollen auffangen, und dieser kann Befruchtung vollziehen, obgleich bei den unfruchtbaren Blüten die Pollenkammer nicht bis auf das Prothallium hinunterreicht. Samen sind jedoch bisher nicht beobachtet worden.

**Bestäubung und Embryologie.** Die Entwicklung des Gametophyten weist bei den darauf untersuchten Arten (*altissima*, *distachya*, *fragilis* var. *campylopoda*, *helvetica*, *trifurca*, jedoch ist nicht bei allen der volle Kreislauf bekannt) große Übereinstimmung auf. Im männlichen Geschlecht entsteht das Archespor hypodermal. Seine Begrenzungsschicht innerhalb der Epidermis des Faches sondert sich bald in eine einschichtige Wand und die Tapete, und sein sporogenes Gewebe besteht nach mehreren Teilungen aus den Sporenmutterzellen. Während diese dann ruhen, wachsen die Tapetenzellen stark heran, werden vielfach zweikernig und zerdrücken die Wandschicht. Nunmehr tritt Reduktionsteilung ein, wobei eine Wand angedeutet wird (*E. trifurca*), aber wieder verschwindet und erst bei der homiozytischen Teilung endgültig erscheint. Die Teilungsebenen stehen aufeinander senkrecht. Haploide Chromosomen sind bei *E. trifurca*, *altissima* und *fragilis* var. *campylopoda* 12, bei *E. helvetica* 8 vorhanden. Nach der Reduktion wachsen die Mikrosporen heran, während die Tapete zugrunde geht. Reif enthalten sie bei *E. trifurca* 5 Kerne, die auf folgende Weise entstehen: eine erste Teilung mit Querwand an einer Schmalseite des elliptischen Pollenkorns liefert eine Prothalliumzelle; an diese legt sich ein zweiter Abkömmling des Hauptkerns zweite Prothalliumzelle. Aus dem Hauptkern geht ferner der Schlauchkern hervor, der gegenüber dem Prothallium liegt, und die ebenfalls wandlose Stielzelle. Der generative Kern ist von einem Plasmahof umgeben (Fig. 221 C). Die reifen Pollenkörner von *E. fragilis* var. *campylopoda* und *E. helvetica* enthalten nur 3 Kerne, die als generativer, Schlauch- und Prothallium- oder Stielkern ge deutet werden. Bei der ersten Art finden sich manchmal noch zwei winzige Begleitzellen, von denen Herzerfeld als von Resten der Antheridienwand spricht.

Die weibliche Blüte gliedert sehr bald nach der Anlage des Integuments hypodermal im Nucellus die Archesporzelle aus, aus der unter Reduktion 4 in einer Reihe (bei *E. distachya* oft im Tetraeder) liegende Megasporen oder — durch Ausbleiben der zweiten Teilung in der oberen Tochterzelle — 3 hervorgehen. Von *E. helvetica* wird berichtet, daß

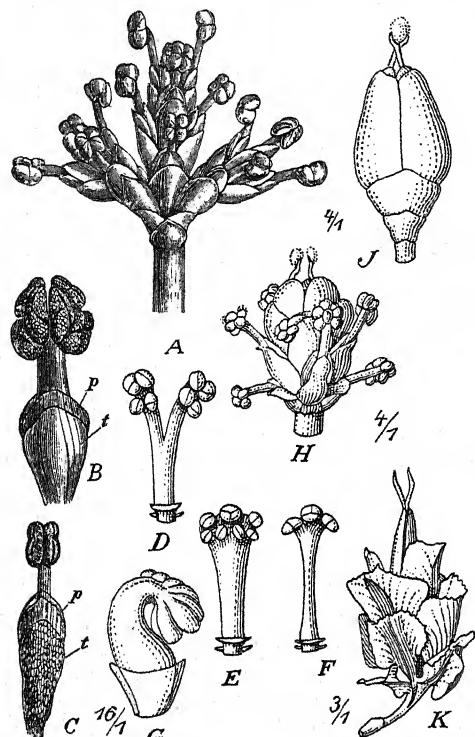


Fig. 220. Blütenverhältnisse von *Ephedra*. A Zwei ♂ Blütenstände von *E. altissima* (nach Le Maout und Decaisne), B, C ♂ Blüten (nach Le Maout und Decaisne), B von *E. altissima*, C von *E. fragilis*. D-F Synangienträger (nach Thoday und Berridge), D von *E. distachya*, E von *E. aspera* oder *Torreya*, F von *E. aspera* oder *altissima*. G Junger Synangienträger (nach Thoday und Berridge). H Zweigeschlechtiger Blütenstand von *E. fragilis* var. *campylopoda* (nach Porsch). I ♀ Blütenstand von *E. fragilis* var. *campylopoda* (nach Porsch). K Fruchtsstand von *E. alata* (nach Staph.). L ♀ Blütenstand von *E. fragilis* var. *campylopoda* (nach Porsch). M Fruchtsstand von *E. fragilis* var. *campylopoda* (nach Porsch). p Blütenhülle, t Deckblatt.

sich die Archesporzelle ohne Wandbildung in eine einzige, haploide Megaspore umwandelt. Im Normalfall wird die unterste zum Embryosack. Sie wächst unter fortwährenden Kernteilungen auf Kosten der anstoßenden Nucelluszellen heran. Zwischen ihren Kernen treten nicht eher Wände auf, als bis sie (jetzt Prothallium) ihre volle Größe erreicht hat; die ersten sind nur radial, spätere auch tangential, und zwar schreitet ihre Entstehung von unten zum Mikropylende vor, das im ganzen zarter organisiert ist. Hier wachsen dann einige Zellen zu Archegoninitialen heran — meist 2, ausnahmsweise bei *E. helvetica* sehr viele. Sie geben eine Deckelzelle ab, die die Mutter der Halskanalzellen, die bald einen ungewöhnlich langen, vielzelligen Hals über der Eizelle bilden. Diese selbst vergrößert sich und gleitet dabei abwärts, während ihr Kern ruht.

Unterdessen sind am Nucellusgipfel Zellen zugrunde gegangen und haben so eine bis auf das Prothallium reichende Pollenkammer erzeugt. Bei *E. fragilis* var. *campylopoda* wurde beobachtet, daß dabei ihre Kerne amöboid durch Löcher in den Wänden in Prothalliumzellen einwandern. Auf dieselbe Weise treten auch beim Wachsen der Archegonien Prothalliumkerne in deren Deckschicht, ja sogar in die Eizelle über. Nur *E. altissima* zeigt dies Verhalten nicht. Auch durch amitotische Teilung ihres eigenen Kerns werden Deckschichtzellen mehrkernig. Endlich schreitet der Zentralkern zu seiner letzten Teilung: er zerfällt, anscheinend amitotisch, in Bauchkanal- und Eikern. Jener bleibt — meist ohne Wandbildung — am Halsende der Eizelle liegen, während dieser in ihre Mitte sinkt und sich mit einer dichten Plasmazone umgibt (Fig. 221 A, B).

Für die Mehrzahl der *Ephedra*-Arten weiß man über die Bestäubung nichts. *E. distachya* soll windblütig sein; für *E. fragilis* var. *campylopoda* hat dagegen Porsch Pollenübertragung durch Insekten nachgewiesen, und zwar hauptsächlich durch *Halictus*- (Apiden) und *Paragus*-Arten (Syrphiden). Diese besuchen in Dalmatien regelmäßig die lebhaft gelb und rot gefärbten (unfruchtbaren!) Zwitterblütenstände, teils um Blütenstaub zu fressen, hauptsächlich aber um an dem zuckerhaltigen Bestäubungstropfen zu lecken. Aus demselben Grunde fliegen sie auch die unscheinbaren ♀ Blütenstände an und übertragen auf sie den Pollen, der sich ihnen beim Niederlassen auf den zweigeschlechtigen am Bauch angeheftet hat. Diese Einrichtung, daß eine funktionsunfähige Samenanlage dem Dienste der Insektenbestäubung gewidmet wird, gewinnt besonderes Interesse durch die analogen, allerdings morphologisch anders gearteten Verhältnisse bei *Welwitschia*, zumal für die rein getrenntgeschlechtige *Ephedra distachya* Windblütigkeit angegeben wird. Der osmotisch saugfähige Bestäubungstropfen grenzt wie bei *Welwitschia* an stark kutinisierte Wände des Mikropylrohrs. Außer jener Flüssigkeit oder nach ihr befindet sich noch ein zäher Schleim darin, der später erhärtet und den Eingang zum Nucellus verschließt.

Die Befruchtung ist dadurch erleichtert, daß das Pollenkorn in der Pollenkammer unmittelbar auf dem Prothallium liegt. Seine Exine ist schon in der Mikropylflüssigkeit geplatzt, und in völlig freiem Zustand beginnt nun die Intine zum Pollenschlauch auszuwachsen; dieser dringt in den Archegonhals ein, dessen Zellen z. T. zerstört werden. Der primäre generative Kern hat sich, noch in der Exine, in zwei geteilt, und diese wandern mit dem Schlauch- und dem Stielkern zur Eizelle hinunter, während der Rest des Mikroprothalliums zugrunde geht (Fig. 221 D). Bei *E. distachya* ist der eine generative Kern größer, und dieser geht voran. Bei *E. fragilis* var. *campylopoda* löst der Pollen-

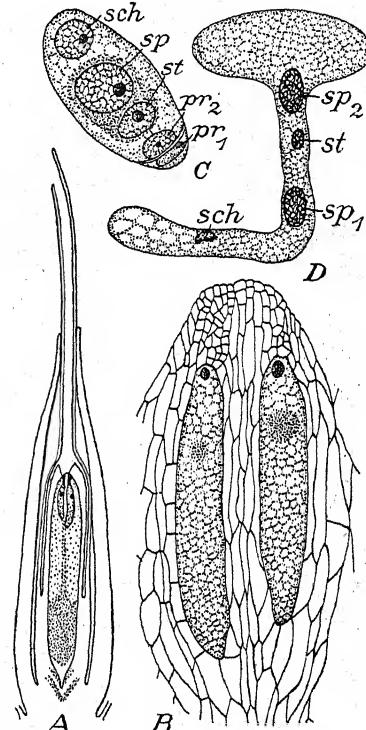


Fig. 221. *Ephedra trifurca*. A Längsschnitt einer ♀ Blüte. B Embryosack mit zwei Archegonien. C Reifes, D keimendes Pollenkorn. (Nach Land.) pr Prothalliumkerne, st Stielkern, sch Schlauchkern, sp Spermakerne.

schlauch seine rückwärtigen Wandteile auf und bringt dadurch nachschlüpfende Kerne des Halskanals mit in die Eizelle. Während nun alle vegetativen Kerne, die in die Eizelle eingedrungen sind, zugrunde gehen, haben die beiden generativen ein verschiedenes Schicksal. Der eine verschmilzt mit dem Eikern; nur bei *E. distachya* scheint dies zu unterbleiben. Der zweite vergeht entweder (*E. altissima*), bei *E. distachya* und *trifurca* jedoch unter eigenständlichen Zellbildungsvorgängen an seinem ehemaligen Platz in der Nähe des Bauchkanalkerns, oder er verschmilzt mit diesem, wie neuerdings bei *E. fragilis* var. *campylopoda* festgestellt wurde (Fig. 222).

Diese Beobachtungen werfen ein sehr eigenständliches Licht auf die verwandschaftliche Stellung der *Gnetales*, und die Forscher, die sie gemacht haben, zögern nicht, sie als eine primitive Form der bei den Angiospermen herrschenden doppelten Befruchtung zu deuten.

Die Embryobildung, die bei *E. trifurca* vollständig, bei *E. distachya* teilweise beobachtet werden konnte, beginnt mit der Teilung des befruchteten Eikerns in acht

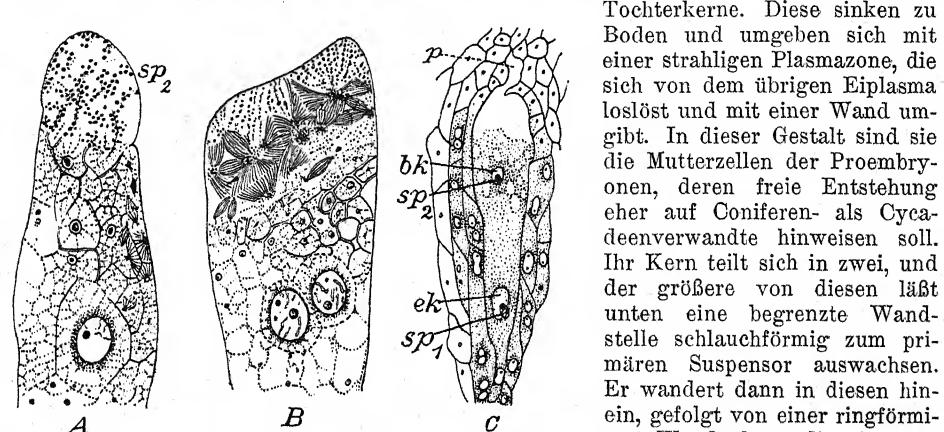


Fig. 222. Befruchtung von *Ephedra*. A Oberer Teil des Embryosackes von *E. trifurca* mit den Resten des einen Spermakerns ( $sp_2$ ): in der Umgebung der Eizelle bilden sich bereits Wände. B Dasselbe, zwei Eizellen befruchtet, am Scheitel des Embryosackes lebhafte Zellbildung. (Beides nach Land.) C Doppelte Befruchtung bei *E. fragilis* var. *campylopoda* (nach Herzfeld). p Pollenschlauch, sp Spermakerne, ek Eikern, nk Bauchkanalzelle.

dären zugrunde geht. Unterdessen teilt sich die Spitzenzelle durch eine Querwand; ihre beiden Tochterzellen liefern durch weitere Teilungen längs und quer den Proembryo. Schon früh, wahrscheinlich bei 16 Zellen, wird das Dermatogen abgegliedert, und nun wachsen basale Zellen zu dem sekundären Suspensor aus, der den sich allmählich differenzierenden Embryo in die lockere Speicherzone in der Mitte des Prothalliums hinunterschiebt. Als Widerlager dient ihm dabei ein Zellpropfen, den das Prothallium unmittelbar unter der Pollenkammer gebildet hat. Von dort anfangend strecken sich dann andere Prothalliumzellen in die Länge zum Embryo hin, verlieren ihren Inhalt und werden gegen den Propfen zurückgedrängt. Nur ein Embryo, der zuerst im Speichergewebe angekommene, wächst vollständig heran. Danach wird das Prothallium mit Stärke gefüllt, die bei der Keimung als Nahrungsquelle dienen soll.

Nach Beobachtungen von Berridge und Sanday, die jedoch von Land angefochten werden, gehen bei *E. distachya* Embryonen nicht nur aus der befruchteten Eizelle, sondern auch aus Deckschichtkernen, teils in der Eizelle, teils in ihren eigenen Zellen hervor. Sie sind diploid, wie Teilungsfiguren in Deckschichtzellen lehrten, vielleicht durch Verschmelzung mit Nachbarkernen. Auch für *E. fragilis* var. *campylopoda* ist ein Fall von Vereinigung eines Deckschichtkerns mit einem Eikern bekannt geworden.

**Frucht und Same.** Der ruhende Embryo besitzt zwei dicke Keimblätter, die etwas länger sind als sein übriger Körper und flach aneinander liegen. Die Radicula kehrt er

der Mikropyle zu und liegt in der Längsachse des Prothalliums, das den Nucellus und das Integument zu einer dünnen Haut zerdrückt hat und hauptsächlich von der erhärteten Außenhülle geschützt wird. Diese ist  $\pm$  kantig und trägt am Mikropylende einen kleinen Höcker. Die Samen stecken, in der Regel paarweise, in einer Hülle aus zwei Deckblättern, die bald frei, bald mit den Rändern verwachsen sind. Diese und die leeren unter ihnen bilden bei den wüstenbewohnenden Arten, besonders deutlich bei denen der Sektion *Alatae*, randständige Flügel aus, die zur Windverbreitung beitragen (Fig. 220 K). Bei anderen Arten wachsen sie ganz und gar in die Dicke, werden fleischig und erhalten zuletzt oft eine auffallende Färbung (Fig. 216 B). So sind z. B. die Scheinbeeren von *E. helvetica* beschaffen, von denen berichtet wird, daß Drosseln sie verbreiten.

Die Keimung (Fig. 223) verläuft bei den beobachteten Arten ohne Besonderheiten. Durch die ehemalige Mikropyle dringt Wasser ein und bringt den Samen zum Quellen. An derselben Stelle tritt die Radicula heraus, durchbricht oder verschiebt den Suspensorrest und senkt sich in den Boden. Dann ziehen sich die Keimblätter aus dem Samen heraus, entweder — wenn er im Boden stecken bleibt — in einer Schleife, oder indem sie ihn mit emporheben und noch eine Zeitlang tragen. Sie ergrünern unterdessen (auch im Dunkeln), entfalten sich dann und wachsen bis zu 4 cm Länge heran, während die Plumula sich schon entwickelt. Diese bildet sofort gestreckte Internodien mit Schuppenblättern wie an der erwachsenen Pflanze. Erst nachdem einige Achselsprosse, auch aus den Keimblättern, hervorgegangen sind, fallen diese ab. Die Wurzel ist dann noch immer ganz oder fast unverzweigt.

**Geographische Verbreitung.** Die Gattung *Ephedra* macht hinsichtlich ihrer Verbreitung einen phylogenetisch alten Eindruck; denn sie bewohnt Gebiete, die heute weit getrennt sind, besitzt auch versprengte Einzelvorkommen. Das zusammenhängende Areal reicht vom mittleren Amur durch das ganze subtropische Innerasien mit seinen Wüsten über Vorderasien und Arabien ins Mittelmeergebiet und bis zu den Kanaren. Abgesprengte Flecke finden sich in Sibirien, bei Ofenpest, in den Karpaten, den Westalpen und in Westfrankreich. Ein zweiter großer Wohnbezirk liegt in den trockensten Teilen Nordamerikas, vom Felsengebirge bis ins nördliche Mexiko. In Südamerika bewohnt die Gattung die Anden von Bolivien bis Patagonien und geht im Süden, auf der Breite von Paraguay, über den klimatisch trockneren Abschnitt des Flachlandes bis an den Atlantischen Ozean. Auf beiden Erdhälften erweist sich der Nordwesten des Areals als Rückzugsgebiet, während im Südosten der Reichtum an nahe verwandten Arten und an Individuen, das geschlossene Vorkommen und die nahe gelegenen Außenposten ein Vordringen andeuten.

Nicht nur die Gattung als Ganzes, auch die einzelnen Arten bewohnen oft recht große Bezirke, innerhalb deren sie z. T. große Verschiedenheiten der Standortsbedingungen, namentlich der Temperatur, ertragen müssen. Eigentlich nur die Tribus *Scandentes* der Sektion *Pseudobaccatae* ist enger angepaßt und kommt, Winterkälte meidend, ausschließlich im Mittelmeergebiet und südostwärts anschließenden warmen Ländern vor. Die übrigen verteilen sich nach Staph v. vielfach auf vikarierende Verwandtschaftskreise: die Sektion *Alatae* tritt in der Neuen und Alten Welt je in einer Tribus auf, und zwar mit räumlich weit getrennten Arten in den Wüstengebieten Nordafrikas, Asiens, Nord- und Südamerikas, zu deren Besiedlung sie vermöge ihrer Flügelsamen und ihrer sandbindenden Wuchses geeignet sind. Ausschließlich die Wüsten Nordamerikas bewohnt die Sektion *Asarca*, während die *Pseudobaccatae* wieder in der Alten und Neuen Welt auftreten, und zwar hier mit der Tribus *Antisiphilitiae* in Nord- und Südamerika in der weitesten Verbreitung innerhalb des Gattungsareals. Die *Pachycladæ* leben von Persien bis zum Amur, das Vorkommen der *Leptocladæ* deckt sich mit dem der Gattung in Asien und dem Mittelmeergebiet außer Nordostafrika und Arabien. Zu dieser Tribus gehören auch die Posten weit außerhalb der Gattungsgrenzen.

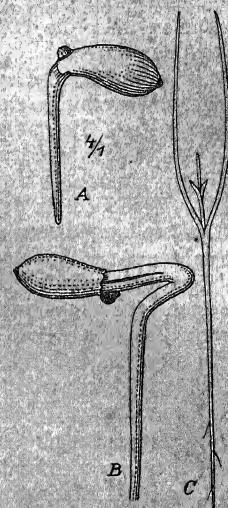


Fig. 223. Keimung von *Ephedra*. A, B Keimende Samen von *E. helvetica* (nach v. Kirchner). C Junges Pflanzen von *E. fragilis* var. *campylopoda*, deren Plumula sich bereits entfaltet (nach Hill und De Fraine).

Alle Arten können starke Lufttrockenheit ertragen; zwar nicht durch herabgesetzte Verdunstung, sondern mit Hilfe eines reichen Wurzelsystems, das ihnen die Ausnutzung des Grundwassers ermöglicht. Deshalb bewohnen sie im Gebirge gern Felsritzen, in der Ebene gern die Ufer der Flüsse und des Meeres. Die am weitesten in Wüsten eindringenden Arten folgen Trockentälern und Senken in den Dünen. Die meisten wachsen einzeln in den offenen Formationen, die ihren Standorten eigentlich sind; manche klettern etwas und hängen ihre Zweige zwischen die anderer Sträucher.

**Verwandtschaftliche Beziehungen.** Die Gattung *Ephedra* hat zweifellos Beziehungen zu den übrigen *Gnetales*, z. B. im Aufbau der Blütenstände, in der Ausbildung der ♂ und ♀ Blüten, der Entwicklung des Gametophyten, in der Anatomie. Aber diese deuten doch darauf hin, daß der gemeinsame Ursprung weit zurück liegt; denn wirkliche Übereinstimmung zeigt nur der allgemeinste Bauplan. Da Fossilien ganz fehlen, so sind Spekulationen über die Organisationshöhe der drei Familien der *Gnetales* ziellos. Während etwa der Gametophyt von *Ephedra* primitiver ist als der von *Welwitschia*, so ist z. B. der Blütenstand abgeleiteter. Die Trennung ist eben schon früh erfolgt, und jede Gattung hat eigene Wege eingeschlagen. Diese führen auch nicht zu den Angiospermen hinüber. Wenn auch gerade die zweigeschlechtigen Blütenstände von *Ephedra fragilis* var. *campylopoda* in Wettstreit s Darlegungsweise zur Erklärung der Angiospermenblüte herangezogen werden können, so weichen doch die heutigen Angiospermen in allem so stark von *Ephedra* ab — besonders in den ♀ Organen und dem Gametophyten —, daß von einer wirklichen Mittelstellung dieser zwischen jenen und den Gymnospermen nicht die Rede sein kann. Für den Anschluß nach unten werden vielfach die *Bennettiales* als Anknüpfungspunkt aufgeführt, jedoch gelingt die Homologisierung der Blütenteile nicht ohne Gewalt. Am besten stimmen einige anatomische Merkmale überein; diese werden aber durch andere entkräftet, die ebenso stark auf Coniferen oder Dikotylen hinweisen. Die Serumdiagnostik hat ergeben, daß *Ephedra altissima* schwach, aber deutlich auf Immunserum von *Abies pectinata*, *Picea excelsa*, *Pinus silvestris* und *Taxus baccata* reagiert, dagegen nicht auf das von *Ginkgo biloba* und *Cycas revoluta*.

**Verwendung.** In manchen Gegenden Asiens werden die Scheinbeeren der Arten mit fleischig werdenden Deckblättern gegessen. In holzarmen Landstrichen müssen die Pflanzen als Brennstoff herhalten. Ihre Asche wird von einigen asiatischen Volksstämmen dem Schnupftabak als Heilmittel gegen Kopfschmerzen u. dgl. beigemischt. Chemische Wirkungen gewisser Inhaltsstoffe der Zweige werden bei Indianerstämmen Nord- und Südamerikas gegen Geschlechtskrankheiten, von manchen Arten auch gegen Lungenentzündung angewendet. Die mediterrane *Ephedra distachya* soll ein Herzgift enthalten.

**Einteilung der Familie.** Einzige Gattung:

*Ephedra* (Tourn. ex L. gen. pl. ed. 1 [1737] 312) L. sp. pl. ed. 1 (1753) 1040. — (*Chaetocladus* [Nelson] Senilis, Pinac. [1866] 161.) —

Etwa 35 Arten. Die erste Einteilung der Gattung wurde von C. A. Meyer auf die Drehung des Mikropylrohrs und die Form seiner Mündung gestützt. Staph greift in seiner Monographie auf die Beschaffenheit der Scheinfrüchte zurück und erhält so ein System, das sowohl mit der geographischen Verbreitung (s. o.), wie mit anderen morphologischen Merkmalen im Einklang steht. Er unterscheidet:

Sekt. I. *Alatae* Staph. Reife »Fruchtzäpfchen« trocken, ihre Deckschuppen häutig, geflügelt, kaum miteinander verwachsen.

Tribus 1. *Tropidolepides* Staph. Deckschuppen der »Fruchtzäpfchen« am Rücken gekielt, hart, nur am Rande häutig. — Zentralasien bis Marokko. — Hierher *E. alata* Decne., die oben erwähnt wurde, aus dem nordafrikanischen Wüstengebiet.

Tribus 2. *Habrolepides* Staph. Deckschuppen so gut wie ganz häutig, ohne Rückenkiel. — Hierher die zytologisch gut bekannte *E. trifurca* Torrey aus dem nordamerikanischen Steppengebiet. Eine Art in der Wüste Atacama.

Sekt. II. *Asarca* Staph. Reife »Fruchtzäpfchen« trocken, ihre Deckschuppen ungeflügelt; eine einzige Samenanlage. — 2 Arten, *E. californica* Wats. und *E. aspera* Engelm., im nordamerikanischen Steppengebiet.

Sekt. III. *Pseudobaccatae* Staph. Reife »Fruchtzäpfchen« fleischig, da ihre meist hoch verwachsenen Deckschuppen ungeflügelt sind und fleischig werden.

Tribus 1. *Scandentes* Staph. Meist in Bäumen kletternd; Mikropylrohr gerade. — Von den Kämen bis Arabien und Persien. — *E. altissima* Desf. in Nordafrika, südwärts bis in die Tuareg-Berge.

— Die sehr vielgestaltige *E. fragilis* Desf. im westlichen Mittelmeergebiet charakteristisch in Mac-

chien und »Felsheiden«; ihre var. *campylopoda* (C. A. Mey.) Stpf. ist die berühmte, zweigeschlechtige Form. *E. foliata* Boiss. mit Resten der Blattspreite.

Tribus 2. *Pachycladæ* Stapf. Niedrige Sträucher mit dicken, sparrigen Zweigen; Mikropylrohr gewunden, ♂ Blütenstände geknäult. — Persien bis östl. Zentralasien. *E. pachyclada* Boiss., in Südpersien und Belutschistan, »Früchte« fast 1 cm dick.

Tribus 3. *Leptocladæ* Stapf. Zweige dünn; sonst der vor. Tribus oft sehr ähnlich. — Vom Amurgebiet bis zu den Kanaren. — Hierher mehrere Arten mit Reliktstandorten. — *E. helvetica* C. A. Mey. und *E. distachya* L. wurden oben genannt; jene wächst nur im Wallis und bei Susa in Piemont, diese ist charakteristisch für das westliche Mittelmeergebiet, geht aber im Binnenland über die Nordküste des Schwarzen Meeres bis zur Lena.

Tribus 4. *Antisiphiliticæ* Stapf. Die fleischigen Deckschuppen der »Fruchtäpfchen« etwas häutig berandet. — Amerika. — 3—4 Arten im nordamerikanischen Steppengebiet, mehrere in Südamerika bis Patagonien und Feuerland. Unter diesen ist *E. ochreata* Miers in gutem Erhaltungszustand auffällig durch die hoch hinauf verwachsenen Scheiden der Blattquirle.

## Welwitschiaceae

von

Fr. Markgraf.

Mit 9 Figuren.

*Tumboaceae* v. Wettst., Handb. d. syst. Bot., 1. Aufl. (1903) 158. — *Gnetaceae-Welwitschioidæ* Engl., Syllabus, 1. Aufl. (1892) 63. — *Gnetaceae-Tumbooideæ* Engl., Syllabus, 2. Aufl. (1898) 70.

**Wichtigste Literatur:** Allgemeine Werke: Hooker, On *Welwitschia*, a new genus of *Gnetaceæ*, Transact. Linn. Soc. London XXIV (1863) 1. — Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte III 1 (Jena 1911) 310. — Strasburger, Die Coniferen und die Gnetaceen, Jena 1872. — Strasburger, Die Angiospermen und die Gymnospermen, Jena 1879. — Morphologie und Anatomie: Bertrand, Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétaées et les Conifères, Ann. Sc. Nat. 5. Ser. Bot. XX (1874) 5. — Hill and de Fraigne, On the seedling structure of Gymnosperms IV., Ann. of Bot. XXIV (1910) 322. — Lignier et Tison, La structure médulloséenne chez les *Ephedra*, Bull. Soc. Bot. France LXIII (1916) 47. — Van der Meulen, *Welwitschia mirabilis* Hook., Morphologie van het zaad en der vegetatieve organen, Diss. Groningen 1917. — Strasburger, Über den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen (Jena 1891) 151. — Sykes, The anatomy and morphology of the leaves and inflorescences of *Welwitschia mirabilis*, Philos. Transact. R. Soc. London (B) 201 (1910) 179. — Sykes, The anatomy of *Welwitschia mirabilis* Hook. f. in the seedling and adult states, Transact. Linn. Soc. London 2. Ser. Bot. VII (1910) 327. — Takeda, Some points in the anatomy of the leaf of *Welwitschia mirabilis*, Ann. of Bot. XXVII (1913) 347. — Blütenverhältnisse: Church, On the floral mechanism of *Welwitschia mirabilis* Hook., Phil. Transact. R. Soc. London (B) 205 (1914) 115. — Eichler, Blütendiagramme Band 1 (Leipzig 1875) 70. — De Haan, Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments, Rec. Trav. Bot. Néerl. XVII (1920) 284. — Mac Nab, On the development of the flowers of *Welwitschia mirabilis*, Transact. Linn. Soc. London XXVIII (1873) 507. — Takeda, Morphology of the bracts in *Welwitschia mirabilis*, Ann. of Bot. XXVII (1913) 547. — Worsdell, The principles of plant teratology, Band 2 (London 1916) 47, 203. — Befruchtung und Entwicklung: Bower, The germination of *Welwitschia mirabilis*, Nature (London) XXII (1880) 590. — Bower, On the germination and histology of the seedling of *Welwitschia mirabilis*, Quarterly Journ. Microscop. Sc. N. Ser. XXI (1881) 15. — Bower, On the further development of *Welwitschia mirabilis*, Quarterly Journ. Microscop. Sc. N. Ser. XXI (1881) 571. — Henriques, *Tumboa Bainesii* Hook. (*Welwitschia mirabilis* Hook. f.), Trabalhos Acad. Sc. Portugal I (1909) Parte Doutrinaria S. 91. — Henriques, *Welwitschia mirabilis*, Gard. Chron. 3. Ser. XLVII (1910) 210. — Monteiro, Germination of *Welwitschia*, Gard. Chron. 2. Ser. XVII (1882) 14. — Pearson, Some observations on *Welwitschia mirabilis* Hook. f., Philos. Transact. R. Soc. London (B) 198 (1906) 265. — Pearson, Further observations on *Welwitschia*, Philos. Transact. R. Soc. London (B) 200 (1909) 331. — Pearson, On the embryo of *Welwitschia*, Ann. of Bot. XXIV (1910) 759. — Pearson, *Welwitschia mirabilis*, Gard. Chron. 3. Ser. XLVII (1910) 49.

**Merkmale.** Einzige Art: *Welwitschia mirabilis* Hook. f. in Gard. Chron. (1862) 71\*) (*Tumboa* Welwitsch in Journ. Linn. Soc. London V [1861] 185). — Holziger Klumpen

\*) Die in der 1. Auflage dieses Werkes 1. Nachtr. (1897) 27 auf Grund von O. Kuntzes Ermittelungen vorgenommene Änderung des Gattungsnamens in *Tumboa* Welw. ist hinfällig. Wel-

mit zwei ausdauernden, gegenständigen, bandförmigen Blättern. Blütenstände diözisch, zapfenartig, mit dicht dachigen, dekussierten Deckblättern auf dichasial verzweigten Stielen. ♂ Blüten mit taschenförmiger Hülle, 6 am Grunde durch eine Haut verbundenen, gestielten, dreifächrigen Synangien und einer rudimentären Samenanlage. ♀ Blüten mit seitlich geflügelter Hülle, darin eine Samenanlage mit röhlig ausgezogenem Integument.

**Vegetationsorgane und Sproßverhältnisse.** Der Körper von *Welwitschia* besteht aus einem wenige Dezimeter hohen, aber an der breitesten Stelle bis über 1 m dicken Stamm\*), an den sich eine mehrere Meter lange, erst in großer Tiefe verzweigte Pfahlwurzel anschließt. Der holzig harte oberirdische Teil der Pflanze gleicht einem umgekehrten Kegel

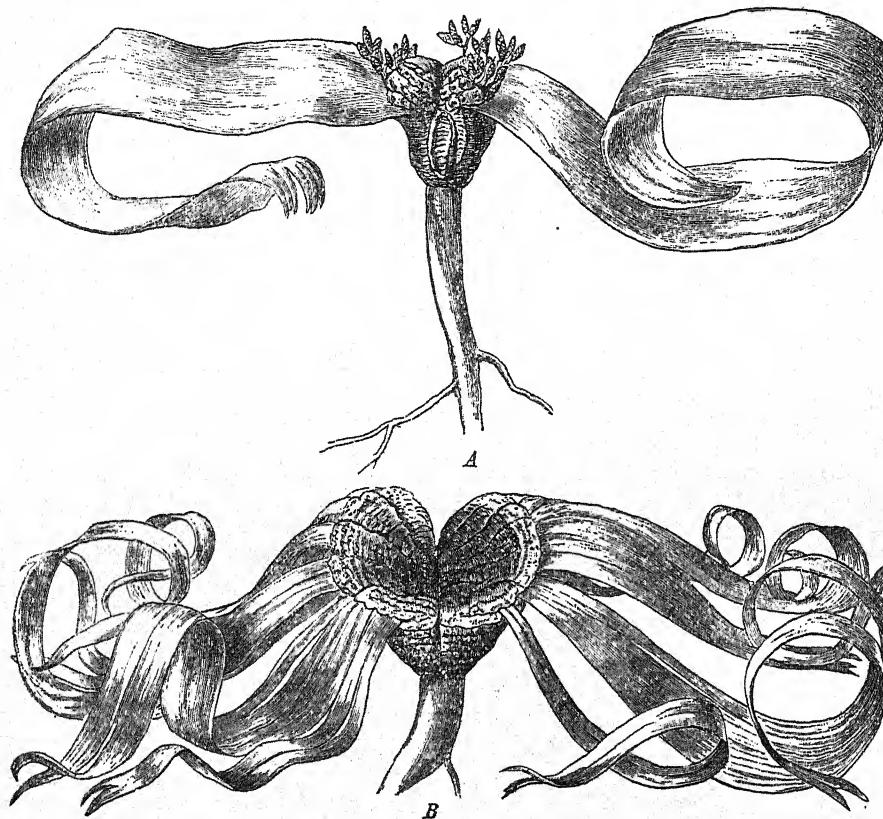


Fig. 224. *Welwitschia mirabilis* Hook. f. in  $\frac{1}{10}$  der nat. Größe. A Jüngere, blühende ♀ Pfl. B Ältere Pfl. mit zweilippigem Stamm. (Nach Eichler, in E. P. 1. Aufl.)

oder einem großen Trichter, dessen Rand in zwei Lappen gespalten ist, sodaß alte Stücke wohl den Eindruck eines offenen Rachens erwecken können (Fig. 224). Aus einem Schlitz am Außenrand dieser Lappen treten zwei derb lederige, blaugrüne Riemenblätter hervor, die das ganze Leben des Individuums hindurch erhalten bleiben. Sie wachsen infolge der Tätigkeit einer interkalaren Meristemzone, die vorzüglich gegen Austrocknung geschützt am Grunde des erwähnten Spaltes verborgen liegt, in der Länge und in der Breite nach

*witschia* gehört zu den nomina conservanda des Kongresses in Brüssel 1910. — Als Artname bleibt *mirabilis* erhalten; denn der an sich ältere *Bainesii*, den J. D. Hooker für eine vermeintlich zweite Art der Gattung in Gard. Chron. (1861) 1008 einführt, entbehrt jeder Beschreibung; *mirabilis* aber, der an der oben angeführten Stelle auch nur als *nomen nudum* auftaucht, ist bei der genauen Monographie Hookers (1864) angewandt worden.

\*) Mehrere dicht nebeneinander stehende Individuen können auch zu einem großen Klumpen verwachsen.

und zerschlitzen sich mit zunehmendem Alter in mehrere schmalere Streifen. Auf ihrer Oberfläche kann man bisweilen eine leichte Querstreifung erkennen, eine Andeutung der Periodizität des Längenwachstums. Während sie über den Boden dahingeschoben werden, erleiden sie mancherlei Stauchungen und Faltungen und werden oft zu einem beträchtlichen Teil ihrer Länge mit Sand überweht. Der Sproßabschnitt unterhalb des Blattpaars ist morphologisch das Hypokotyl; er wurde von H o o k e r mit dem unverfänglichen Namen »Stock« belegt. Was über den Blättern liegt, ist aus Achselknospen der Keimblätter hervorgegangen; es erhielt die Bezeichnung »Krone«. Der eigentliche Stammscheitel verkümmert vollständig.

Die beiden Lappen der »Krone« setzen sich aus konzentrischen Wülsten zusammen, die eine Anzahl kleiner, kreisrunder Gruben tragen. Aus diesen erheben sich in dem äußersten Ringwulst die Blütenstände. Alle diese Zuwachszenen werden von dem Meristem im Innern der Blattgrube angelegt und allmählich nach außen vorgeschoben, — in derselben Weise, jedoch ohne so deutliche Zonenbildung, auch beim Hypokotyl, an dem ebenfalls Blütenstände vorkommen. Die Verzweigung der zweihäusig verteilten Blütenstände ist rispig aus den Achseln kreuz-gegenständiger Hochblätter; sie geht an den ♂ einige Schritte weiter als an den ♀. Die Regelmäßigkeit dieses Aufbaues wird jedoch vielfach durchbrochen durch Verlängerung oder Stauchung von Achsen, so daß z. B. dichasial aussehende oder dichte Zapfenbündel tragende Triebspitzen auftreten. Die letzten Enden sind Zapfen, die sich aus dekussierten, eng dachziegelig gefügten Schuppen aufbauen und daher vierkantig sind. Sie erreichen im ♀ Geschlecht die Größe eines kleinen Fichtenzapfens, im ♂ die eines Fruchtkätzchens unserer Birke. Abnormalerweise können auch sie sich noch verzweigen.

**Anatomie.** Anatomisch besitzt *Welwitschia* einige Besonderheiten, die sie teils vor allen übrigen Pflanzen auszeichnen, teils zu dem Rest der *Gnetales* in nähere Beziehung setzen. Sehr merkwürdig sind z. B. die Hakenzellen, die allenthalben im Parenchym als Festigungselemente auftreten; sie sind nachträglich gestreckte und verzweigte Parenchymzellen mit verholzter, verdickter Wand und darin eingelagerten Kristallen. Solche Kristalle in der Wand sind auch in der Epidermis und den Parenchymzellen von Blatt, Stamm und Wurzel vorhanden. Daneben kommen auch gewöhnliche mechanische Zellen vor, sowohl verholzte isodiametrische wie kutinisierte prosenchymatische; diese begleiten die Gefäßbündel und treten unter der Epidermis der Laubblätter zu Längsrippen zusammen, die tief ins Mesophyll vorspringen. Fast alle Teile, in den Sproß- und Wurzelorganen die Rinde, werden von Schleimkanälen durchzogen; in den Blütenständen stellen diese eine ununterbrochene Verbindung zwischen den Deckblättern und dem Internodium unter ihnen her, während ihr Verlauf in der Achse selbst am Knoten unterbrochen wird. Weitere Eigentümlichkeiten gegenüber den übrigen Gymnospermen sind z. B. echte Gefäße im sekundären Holz unserer Pflanze, die wie bei allen *Gnetales* die Auflösung ihrer Querwände von unregelmäßig angeordneten Hoftüpfeln aus beginnen. An den Siebröhren, denen Geleitzellen fehlen, zeigen sich wandständige Siebplatten. Die Anlage der Leitbündel ist an sich schon bemerkenswert: die ersten Bündel der Keimblätter bilden anfangs zentripetales Hadrom; dieses tritt auch in Teilen der Blütenstandsachsen auf und geht dort allmählich in das verholzte Mark über. Ferner zeigen sich in dieser Region umgekehrte und — durch Vereinigung mehrerer Stränge — konzentrische Leitbündel. In den Blättern und Brakteen sind die Bündel von einem reichlichen »Transfusionsgewebe« umgeben.

Diese Feinheiten spielen eine Rolle als Stützen phylogenetischer Ansichten, da ja äußerlich nur schwache Anhaltspunkte für die Beurteilung der Verwandtschaft von *Welwitschia* bestehen. Das Studium aller irgend zugänglichen Merkmale unter diesem Gesichtspunkt ist nun auch der Kenntnis von der Anordnung der anatomischen Bestandteile zugute gekommen. Von besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht der Verlauf der Leitbündel. In der jungen Wurzel erweisen sie sich als diarch; das Mark ist umgeben von zwei Leptomsicheln und zwei mit diesen gekreuzten Hadromplatten. Dazwischen zieht sich in der üblichen Anlage ein Cambiumstreifen hindurch. Schon in den untersten Teilen der Wurzel verschmelzen die Hadromplatten zu einer einheitlichen Masse, deren sekundäres Holz in der Richtung auf die Phloemsicheln zu entwickelt wird. Hiervom spalten sich nach oben sekundäre Leitbündel ab, zunächst zwei, die sich so wenden, daß sie ihren Holzteil dem Protoxylem zukehren, in dessen Radius sie sich stellen (vgl. Fig. 225). Später werden außerdem kleinere, offene Leitbündel, Zwischenstränge, rings am Rande

angelegt, die untereinander und mit den übrigen in Verbindung stehen. Bei Verzweigungen der Hauptwurzel, die jedoch selten eintreten, erhält jeder Teil eine Gefäßbündelmasse, die der einheitlichen Platte am unteren Ende der Hauptwurzel gleicht. Das sekundäre Dickenwachstum erfolgt nur anfangs aus dem Pericambium, bald ähnlich wie bei Monokotylen aus den stets teilungsfähigen Parenchymanteilen, in denen sich dann auch neue Leitbündel entwickeln.

In derselben Weise geht es im Hypokotyl vor sich, jedoch in stärkerem Maße, so daß dieser Teil der Pflanze viel dicker wird als die Wurzel. In ihm macht das Leitungssystem den wichtigen Übergang in die Anordnung durch, die zur Versorgung der oberirdischen Organe notwendig ist. Im oberen Wurzelabschnitt spaltet sich die große Hadromplatte samt dem ihr anliegenden Leptom in der Ebene senkrecht zum Protoxylem, dann in dieser Ebene selbst, so daß vier Hauptbündel entstehen, die aber infolge dieser Entstehungsart ihr Hadrom nach außen kehren. Dabei zieht sich der bisher in zwei Halbringen ringsum vorhandene Bastmantel auf Sicheln an der Leptomseite der Bündel zurück. Die Keimpflanze, an der allein diese Verhältnisse übersehbar sind, besitzt gerade in dieser Höhe den Saugfuß zur Ausnutzung des Endosperms; dieser erhält kein Bündel, sondern es ragen nur Tracheiden von den etwas auswärts gebogenen Strängen des Hypokotyls eine Zell-

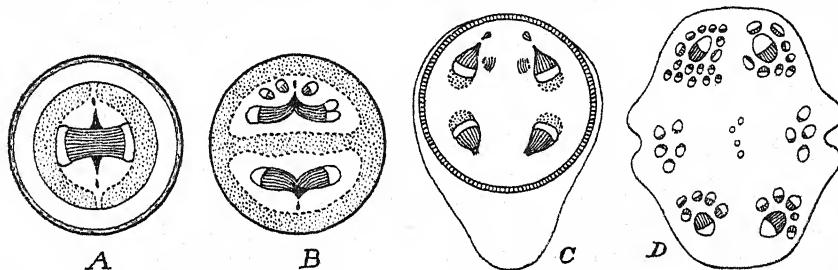


Fig. 225. Aufeinanderfolgende Querschnitte eines Keimlings von *Welwitschia mirabilis* (nach Sykes). A durch die Wurzel, B durch die Übergangsregion, C durch das Hypokotyl in Höhe des Saugfußes, D durch den unteren Teil des Stämmchens. Schwarz Protohadrom, schraffiert Hadrom, weiß Leptom, punktiert Bastfasern.

länge weit in ihn hinein. Dicht über dieser Stelle treten nun kleinere Sekundärbündel auf, und zwar in der Umgebung der vier großen, in der Mitte des ganzen Querschnittes und, von diesen abgeleitet, jederseits in der Ebene senkrecht zu der des alten Protoxylems. An der oberen Grenze des Hypokotyls führt plötzlich jedes der vier Hauptbündel in sich eine Drehung um 180° Grad aus, so daß sein Hadrom nach innen kommt.

In der Region des eigentlichen Stammes beobachtet man nun, welchen Zielen diese einzelnen Systeme zulaufen. Die zentralen Bündelchen streben zu dem verkümmern den Sproßscheitel und den Achselknospen der Keimblätter, den Bildnern der »Krone«, hin, ihre seitlichen Abzweigungen zu dem »Außenkranz«, dem unteren Rand der Blattgrube. Weitere Seitenstränge, die von diesen nach innen abgehen, treten in den »Innenkranz« ein, der die Blattgrube innen begrenzt und die Blütenstände hervorbringt. Die vier Hauptbündel teilen sich jedes noch einmal und münden dann paarweise in die Keimblätter ein, die demnach von je vier Bündeln durchzogen werden. Die kleineren Stränge ihrer Umgebung ordnen sich in zwei Reihen in einer Ebene senkrecht zu der der Keimblätter und laufen parallel zueinander in die Laubblätter hinein. In alten Pflanzen ist die Zahl der Leitbündel in jeder Gruppe stark vermehrt, so daß man ihre Zugehörigkeit schwer entscheiden kann; jedoch ist der allgemeine Bauplan derselbe wie im Keimling.

Die Laubblätter erhalten ihre Zusatzbündel aus dem Meristem am Grunde der Blattgrube. Soweit sie aus dieser hervorragen, zeigen sie im übrigen einen xerophytischen Bau: die Epidermisaußenwände sind dreischichtig verdickt, die Spaltöffnungen tief eingesenkt, ihre Schließzellen an allen nach außen gekehrten Wänden kutinisiert. Sie liegen in Längsreihen zwischen den bereits erwähnten subepidermalen Fasersträngen. Diese stützen im Verein mit Hakenzellen das Palissadengewebe, einzelne ziehen auch durch das Wassergewebe dahin, das, aus isodiametrischen Zellen aufgebaut, den Innenraum zwischen den beiden Palissadenschichten des isolateralen Blattes erfüllt. Allenthalben lagern kleine

Kalziumoxalatkristalle in den Interzellularräumen, in und auf den Epidermisaußenwänden. Im wesentlichen ebenso ist der Bau der Keimblätter.

In jedem Blütenstandsstiel tritt aus dem »Innenkranz« ein ganzer Ring von Leitbündeln ein. Im ganzen ist der Bau dieser Stiele eine normale Sproßbildung: unter der mit Spaltöffnungen versorgten Epidermis ein Rindengewebe mit Hakenzellen, Bastfasergruppen und Schleimkanälen, dann der Gefäßbündelring, umgeben von Einzelsträngen mit teilweise konzentrischer Bauart, im Innern das Mark.

In der Achse des einzelnen Teilblütenstandes, des Zapfens, ordnen sich die durch Verschmelzung des basalen Ringes entstandenen Hauptbündel in vier Gruppen zu je drei bis vier Strängen vor den vier Schuppenreihen. Von ihnen zweigt sich vor jeder Blüte zunächst ein Paar kleiner Bündel in den Ecken ab und tritt in die Deckschuppe ein, die

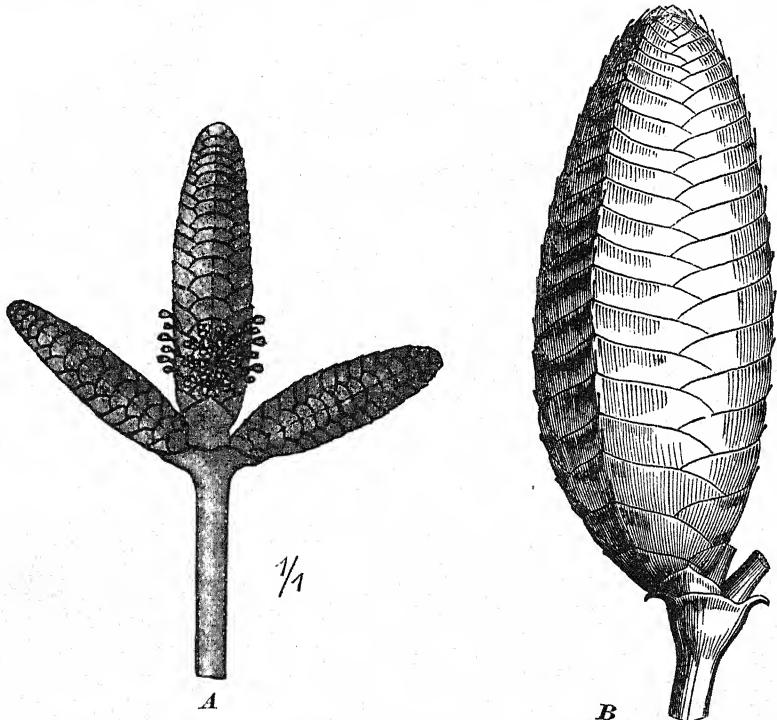


Fig. 226. *Welwitschia mirabilis*. A Zweig eines ♂ Blütenstandes. (Original.) B ♀ Blütenstand. (Nach Le Maout und Deaisne.)

es in dichotomer Verästelung durchzieht. Jede Blüte erhält ebenfalls zwei Stränge, die aber in der Regel jeder durch Vereinigung von zwei Ausgliederungen benachbarter Eckbündel entstehen. Diese Eckbündel werden, nachdem sie einige Blüten versorgt haben, von dem Mittelbündel ihrer Dreiergruppe aus erneuert. Die in die Blüte eingetretenen zwei Leitbündel haben nun je nach deren Geschlecht ein etwas verschiedenes Schicksal: in der ♂ Blüte führt jedes in sich eine Drehung um  $180^\circ$  aus, teilt sich dann in drei, von denen jedes mittlere das seitliche Staubblatt versorgt, während sich die andern beiden nach kurzer Verschmelzung mit dem jeweils benachbarten der zweiten Gruppe in mehrere Stränge auflösen, von denen immer zwei in die vorderen und hinteren »Staubblätter« eintreten, die übrigen als schwache Reste zur Samenanlage emporstreben; in der ♀ Blüte zerfallen die beiden Ursprungsbündel nur in je zwei, von denen aus je ein schwacher, durch Vereinigung von Seitenzweigen aus ihnen beider entstandener Strang in die geflügelte Außenhülle läuft, während die vier Hauptzüge am Grunde des Integuments reich verzweigt erlöschen.

**Blütenverhältnisse.** Von den Blütenständen war schon gelegentlich der Sproßverhältnisse die Rede (s. Fig. 226). Die Geschlechterverteilung ist diözisch. Die ♀ Blüten

(Fig. 227 A) sitzen in den Achseln dekussierter, freier Deckblätter, die aus einem häutigen (gedeckten) unteren und einem harten (der Luft ausgesetzten) oberen Teil bestehen und in der Mittellinie infolge des Drucks der Samenanlage verdünnt sind. Sie beginnen mit einem kurzen Stiel, an dem bisweilen an der (sterilen) Basis des Zapfens zwei seitliche Auswüchse gefunden wurden. Den Raum zwischen dem Deckblatt und seinen nächst höheren Nachbarn erfüllt eine Hüllbildung, die nach beiden Seiten breit geflügelt die Blüte samt dem Stiel umgibt. Aus ihrer Spitze, der einzigen offenen Stelle, ragt von der Zeit der Empfängnisfähigkeit ab ein feines Rohr heraus, das an der Spitze etwas zerschlitzt. Es erweitert sich in mittlerer Höhe der ganzen Blüte zu einem Zylinder wie das Mittelstück der Flügelhülle. In dieser Höhlung sitzt der Nucellus auf dem Stiel, an der Spitze zitzenartig verschmäler.

Die ♂ Blüten (Fig. 227 B) werden von Deckblättern gestützt, die paarweise etwas verwachsen sind. Darauf folgen in der einzigen Blüte zwei seitliche, schmale Zipfel und über diesen zwei mediane, breite Schuppen, die zu einer Tasche mit übergreifenden oberen Rändern verwachsen sind. Oben aus deren Öffnung ragen nun vom Beginn des Stäubens ab die sechs Synangien hervor. Sie erheben sich auf einem einheitlichen Hautkragen, und zwar stehen zwei seitlich, einwärts gebogen, zwei hinten, aufrecht und zwei vorn, wagerecht auswärts gebogen. Dem größten Zwischenraum nach kann man zwei seitliche Dreiergruppen trennen. Jedes einzelne Synangium trägt an der Spitze drei Pollenfächer, die je mit einem Längsriss aufspringen. Im Mittelpunkt der Blüte steht noch ein ♀ Rudiment, ein birnförmiger, ungestielter Nucellus ohne Embryosack, wie in der ♀ Blüte umschlossen von einer Hülle, die oben in ein Rohr ausläuft; nur ist dieses hier unregelmäßig verbogen und am Ende tellerförmig erweitert.

Über die Homologie dieser Blütentteile sind die allerverschiedensten Ansichten ausgesprochen und zu Mutmaßungen über die verwandtschaftliche Stellung der Pflanze benutzt worden; man hat sogar wegen des Auftretens von Embryosäcken in der Achse der ♀ Zapfen einen solchen der ♂ Einzelblüte gleichsetzen wollen: — eine neuere Zusammen-

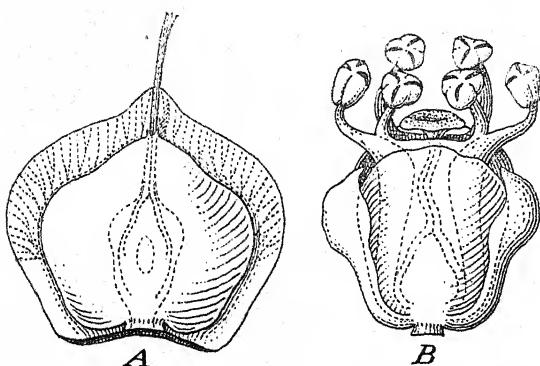


Fig. 227. A ♀, B ♂ Blüte von *Welwitschia mirabilis*, vergr. (Nach Church.)

zellen Blüte zwei seitliche, schmale Zipfel und über diesen zwei mediane, breite Schuppen, die zu einer Tasche mit übergreifenden oberen Rändern verwachsen sind. Oben aus deren Öffnung ragen nun vom Beginn des Stäubens ab die sechs Synangien hervor. Sie erheben sich auf einem einheitlichen Hautkragen, und zwar stehen zwei seitlich, einwärts gebogen, zwei hinten, aufrecht und zwei vorn, wagerecht auswärts gebogen. Dem größten Zwischenraum nach kann man zwei seitliche Dreiergruppen trennen. Jedes einzelne Synangium

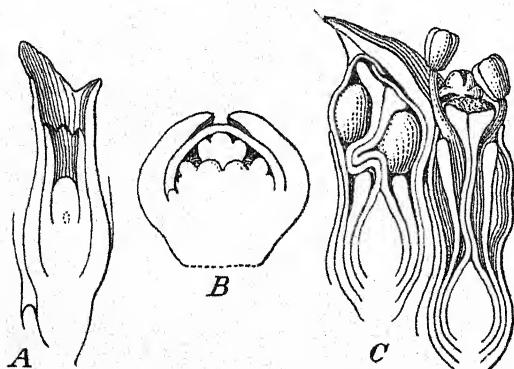


Fig. 228. Entwicklung der Blüten von *Welwitschia mirabilis* (nach Church). A Junge ♀, B junge ♂ Blüte im Längsschnitt. C Reife ♂ Blüten im Längsschnitt, vor und nach dem Aufblühen.

stellung all dieser Meinungen geben Lotsy (1911) und Lignier und Tison (1912). Da nun aber nähtere Verwandte, lebend oder fossil, die unleugbar mit *Welwitschia* zusammengehören, durchaus fehlen, so ist durch bloßes Vergleichen kein sicheres Urteil zu gewinnen. Der bisher einzige Fund einer Mißbildung, bei der nach Worsdell 3 bis 4 ± unvollkommene Blüten innerhalb des »Perianths« der ♂ Blüte stehen, beweist, da er nicht genauer beschrieben wird, nur die Blattatur dieser Umhüllung. Blätter sind auch die Mikrosporangienträger, da sie Übergänge zu Schuppen zeigen, die den Mittelpunkt der Blüte einnehmen. Am meisten Erfolg verspricht noch die Untersuchung der Blütenentwicklung (vgl. Fig. 228), wie sie Strasburger (1872), Mc Nab und neuerdings

Church vorgenommen haben. Eine kurze Darstellung ihrer Ergebnisse wird daher hier angebracht sein. In der ♀ Blüte wird an dem kegelförmigen Primordium zuerst die Außenhülle als unregelmäßig gelappter Ringwall angelegt. Etwas später folgt über ihr die Innenhülle in derselben Weise. Die stark wachsende Samenanlage übt nun einen erheblichen Druck aus, so daß die Nachbarn etwas nach der Seite ausweichen, die Deckenschuppen in der Mitte eine dünne Stelle behalten und im ganzen ein wenig klaffen; den dadurch entstandenen Raum füllt dann das lebhaft wachsende Gewebe der Außenhülle: es bilden sich — also sekundär — die Flügel mit ihren Zähnchen am oberen Rande. Derselbe Druck öffnet auch den Weg für die Innenhülle, die nach dem Überwallen des Nucellusgipfels zunächst ihr Wachstum eingestellt hat und jetzt erst in schnellem Zeitmaß zu dem oben beschriebenen Rohr heranwächst. — Die ♂ Blüte wird als je ein Kegel in der Achsel des von Anfang an verwachsenen Deckblattpaars angelegt. Aus diesem erheben sich bald die beiden seitlichen Blättchen, während er sich in deren Ebene verbreitert. Über ihnen kommen die zwei medianen Hüllblätter hervor, deren hinteres größer ist. Dann vollzieht sich an dem Kegel die Trennung in einen ♂ Ringwulst und die ♀ Spalte. Auf jenem entstehen gleichzeitig sechs Staubblattprimordien, die zwei seitlichen etwas tiefer als die anderen. Indem sie heranwachsen und sich in Fäden und Köpfchen gliedern, beugen sie sich nach innen gegeneinander, die beiden seitlichen unterhalb der übrigen. Währenddessen hat der Kegel abermals einen Kragen gebildet, der sich über ihm zur Röhre schließt mit trichterförmiger Erweiterung in dem freien Raum zwischen den Synangien. Hinaus kann die Röhre nicht, da die medianen Blätter übereinander greifen. Sie verlängert sich aber doch stärker als diese und der Staubblattkragen und wird daher geknickt. Erst wenn der Blütenstaub reif ist und die Mikrosporophylle ihre richtige Lage eingenommen haben — die zwei hinteren etwas höher als die vorderen —, öffnet sich die Blüte unter dem Druck des von neuem interkalar gestreckten Staubblattkragens, und die Röhre streckt sich gerade.

Hierach deutet Church den innersten Kegel als Nucellus, die Hülle mit Rohr als Integument, die ♀ Außenhülle als verwachsene Basis zweier medianer Perianthblätter, die in der ♀ Blüte frei stehen und den einfachen Staubblattquirl einschließen; ihnen gehen die in ♂ Blüten regelmäßig, in ♀ Blüten nur ausnahmsweise vorhandenen zwei seitlichen Vorblätter voran.

**Entwicklungsgeschichte.** Anfang Januar läßt sich, wie Pearson berichtet, in der winzigen, noch hüllenlosen Samenanlage der ♀ Blüte die Megasporenmutterzelle einige Zellschichten unter der Epidermis des Scheitels erkennen. Sie liefert nach der Reduktionsteilung eine fruchtbare Megaspore, die dann auf Kosten der angrenzenden Zellen stark in die Länge wächst und zum Embryosack wird. Aus ihrem Kern entstehen in zehn Teilungsschritten etwa 1024 freie Kerne (Fig. 229 A). Diese ordnen sich so, daß die Mehrzahl den unteren, breiteren Teil des Embryosackes erfüllt; dann werden sie durch Zellwände getrennt, wobei im oberen Teil meist zwei, im unteren meist zwölf in je eine der sehr ungleich großen Zellen zu liegen kommen. Währenddessen hat sich, anfangend zur Zeit der ersten Teilungen der Sporenmutterzelle, das Integument vorgewölbt und ist zur Röhre ausgewachsen. Die Embryosackkerne wachsen nach der letzten Teilung und der Wandbildung noch etwas heran, und nun beginnt eine höchst merkwürdige Wanderung des ♀ Befruchtungsapparates auf den ♂ zu: die wenigkernigen Zellen im Mikropylynde des Embryosacks verlängern sich schlauchförmig und drängen sich durch das Gewebe des Nucellus bis etwa zur Hälfte der Entfernung von dessen Scheitel (Fig. 229 B). Dabei bleibt ihr ganzer Plasmahalt samt den hintereinander liegenden Kernen an der Spitze des »Eischlauches«. Die vielkernigen, unteren Zellen wachsen nicht aus, sondern gehen durch Kernverschmelzung in ein Einkernstadium über. Bisweilen teilt sich dann der — natürlich mit unregelmäßiger Chromosomenzahl versehene — Fusionskern mitotisch unter Wandbildung, so daß das Gewebe ein etwas gleichmäßigeres Aussehen bekommt; es ist

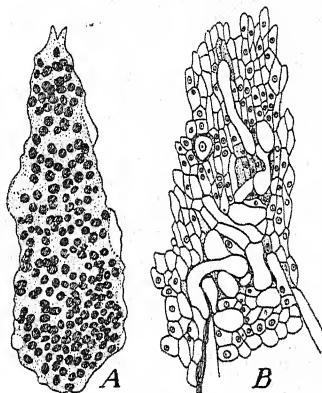


Fig. 229. A Embryosack von *Welwitschia mirabilis* kurz vor der Zellbildung (nach Pearson). B Spitze des Embryosacks mit ausgewachsenen »Eischläuchen« (nach Pearson).

das Nährgewebe. Nunmehr — im Februar — ist die Samenanlage befruchtungsfähig. Die Bestäubung hat schon Ende Januar stattgefunden. Eine aus den zerfallenen, ursprünglich stärkereichen Zellen der Nucellusspitze entstandene Zuckerlösung steigt zu jener Zeit in dem Mikropylrohr aufwärts, dessen Zellen sich durch kutinisierte Wände und osmotisch hochwertigen Plasmehalt gegen diesen Saft schützen. An ihm bleiben die Pollenkörner haften und sinken langsam, der Schwerkraft gehorrend, auf den Grund.

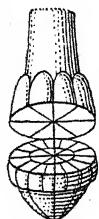


Fig. 230. Embryo von *Welwitschia mirabilis*, schematisch nach der Beschreibung von Pearson konstruiert. Der untere Teil ist von dem oberen getrennt und zurückgeklappt gedacht.

Ihr Entwicklungsgang vor der Übertragung ist etwa folgender: in der ♂ Blüte enthält jedes Synangium drei Archospore, deren Mutterzelle hypodermal zu sein scheint. Aus ihnen geht das sporogene Gewebe hervor, das rings von einer zweischichtigen Tapete umgeben wird. In dem ausgewachsenen Sporangium sind die Zellen der inneren Tapetenschicht zweikernig und schließen die fertigen Sporenmutterzellen ein. Wenn diese zur Teilung schreiten, geht die Tapete zugrunde und einige der äußeren Sporenmutterzellen mit. In den übrigen tritt Reduktions- und Tetradeiteilung mit nachfolgender Wandbildung ein. Nachdem die Wand der Mutterzelle verschwunden ist, wird die der stärkereichen Pollenkörner verdickt, gliedert sich in Exine und Intine, und gleichzeitig teilt sich der Kern so, daß im Ruhezustand zwei normale Kerne, davon einer mit Plasmahof, und ein untergehender vorhanden sind. Während dieser Vorgänge hat die jetzt einschichtige Wand des Mikrosorangiums ihre Zellmembranen verdickt und außen kutinisiert. Beiderseits einer senkrechten Linie sind besonders kleine, eingesenkte Zellen entstanden, die bei der Pollenreife auseinanderweichen. Der Spannungsausgleich bewirkt ein Einkrümmen der Wandschicht, und die Mikosporen werden frei.

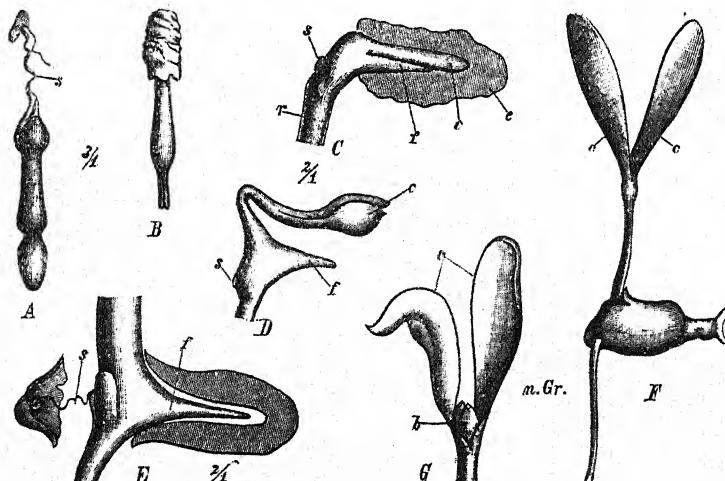


Fig. 231. Keimung von *Welwitschia mirabilis* (nach Bower). A, B Embryo vor der Keimung, in Flächen- und Kantenansicht der Keimblätter. C, D Anlage des Saugfußes. E Saugfuß nach dem Freiwerden der Keimblätter. F Ganzer Keimling. G Keimblattpaar mit den Knospen der Laubblätter. b Laubblätter, c Nährgewebe, d Saugfuß, e Wurzel, f Suspensor.

Bei ihrer Keimung, die oft schon in der Flüssigkeit des Mikropylkanals beginnt, reißt die Exine klaffend auf, und die Intine verlängert sich zum Pollenschlauch. Der hoflose Kern wandert als Schlauchkern am Vorderende, gefolgt von einem behöfteten, der wandlosen generativen »Zelle«. Während diese sich zuspitzt und verschmälernt, zwängt sich der Pollenschlauch durch den Nucellus und trifft in der oben erwähnten Zone auf einen Eischlauch. Das Treffen wird gesichert durch die große Zahl der Schläuche in beiden Geschlechtern und die einander entgegengesetzte Wachstumsrichtung. Seitdem der Pollenschlauch im Nucellus wuchert, hat sich der generative Kern in zwei geteilt, und der

Schlauchkern ist allmählicher Rückbildung anheimgefallen. Im Eischlauch ist der vordere Kern dem oder den übrigen vorausgeileit. Er tritt, sobald die Berührung mit dem Pollenschlauch erfolgt und die trennende Wand aufgelöst ist, in die ♂ generative Zelle ein und verschmilzt mit einem ihrer Kerne. Dieser diploide Kern umgibt sich dann innerhalb seines Protoplasmahofes mit einer Zellhaut.

Bald darauf teilt er sich in eine größere, obere und eine kleinere, untere Zelle. Während jene stark in die Länge wächst und zum primären (einzelligen) Suspensor wird, macht diese weitere Teilungen durch und liefert dadurch einen Proembryo, der in demjenigen Stadium, wo die Mindestzahl der für den Embryo notwendigen Zellen vorhanden ist, folgenden Anblick bietet (Fig. 230): an der Spitze acht Kappenzellen im Ring angeordnet, aus ihnen oben durch schiefe Tangentialwände ein Mantel herausgeschnitten, der infolge einer weiteren Radialteilung 16 Zellen enthält; er umschließt eine Platte aus acht flachen, im Ring gelagerten Tochterzellen der Kappe. Zwischen dieser ganzen Bildung und dem primären Suspensor liegt eine abermals achtzellige Ringplatte, die mit der ungeteilten Kappe gleich alt ist. Diese obersten Zellen wachsen zu aufwärts gerichteten Schläuchen aus, die den primären Suspensor berinden; ebenso die »Mantelzellen« und andere, die die Kappe später noch in derselben Weise ausgliedert. Der inneren Platte fällt keine wichtige Rolle zu; die Kappenzellen liefern später den Embryo.

Ehe dessen Ausgliederung beginnt, hat der Suspensor den Proembryo auf sehr gewundener Bahn in das Nährgewebe hineingedrängt, das gegen seine ursprüngliche Gestalt noch an Umfang zugenommen hat. Es hat sich nämlich interkalar in der Längs- und Seitenrichtung — nicht in der Tiefenrichtung — gestreckt und so die Gestalt des reifen Samens ausgebildet, in dem es den ganzen Nucellus bis auf die äußersten Zellschichten zerdrückt hat.

Da nun kurz nacheinander mehrere Proembryonen in das Nährgewebe gestoßen werden und darin Zellen vernichten, so entsteht in seiner Mitte oben eine Grube. An deren Boden grenzt ein besonders stärkereiches Gewebe, und in diesem entwickelt sich der zuerst angekommene Proembryo weiter. Durch radiale und tangentiale Teilungen der Kappenzellen entsteht ein vielzelliger Körper mit bevorzugter Zellteilungsregion innen oberhalb der Spitze. Von hier aus überkleiden Längsreihen von Zellen den Embryo in der Richtung zum Suspensor hin, die später der Wurzelhaube angehören. Allmählich weicht die Teilungszone in zwei Abschnitte auseinander, deren oberer der Wurzel, deren unterer dem Stamm als Vegetationspunkt dient. Beide entfernen sich infolge ihrer Tätigkeit immer mehr voneinander, und bald gliedert der Stammscheitel zwei schnellwüchsige Keimblätter aus. Zu dieser Zeit ist auch die Außenhülle des Samens fertig geflügelt, und er ist bereit zur Verbreitung und Keimung.

Die Keimung (Fig. 231) erfolgt rasch, wie an Wüstenpflanzen auch sonst beobachtet wird, jedoch nur bei kräftiger Benetzung durch Regengüsse; die Feuchtigkeit des Nebels reicht dazu nicht aus. Die Wurzel durchbricht die Samenschale und senkt sich ohne Verzweigung schnell in den Boden. Dann wächst auch das Hypokotyl; es bildet unter der Keimblätterfläche (auf der Bodenseite) einen Saugfuß, der im Samen stecken bleibt, und zieht, sich aufwärts krümmend, die Keimblätter allmählich heraus. Sie ergrünern, nehmen aber an Größe nicht bedeutend zu. Dagegen entwickelt die Sproßspitze bald die endgültigen zwei Laubblätter, die anfangs lang zugespitzt sind (Fig. 232). Zwischen ihnen erscheinen dekussiert zwei Höcker, als Achselknospen der Keimblätter deutet, die den eigentlichen Sproßscheitel übergipfeln. Sie wachsen hauptsächlich in die Breite und verschmelzen schließlich miteinander. Die »Krone«, die hierdurch entsteht, spaltet sich später in einer zu ihnen senkrechten Ebene. Die Ursache dafür ist das Wachs-

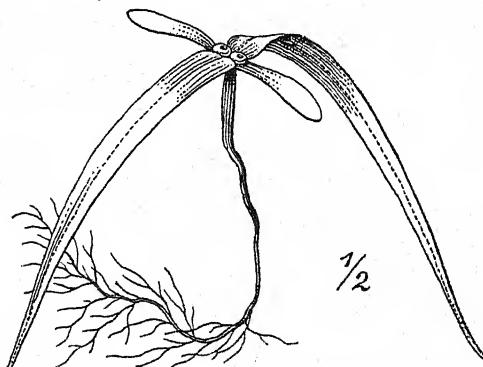


Fig. 232. Junge *Welwitschia mirabilis* mit entfalteten Laubblättern. Dazwischen sieht man die Achselknospen der Keimblätter, die später die „Krone“ bilden.  
(Nach Monteiro.)

tum der Gewebe am Blattgrund, durch das dieser in eine Grube versenkt wird. Es beginnt mit zwei kleinen Höckern in der Bucht zwischen den Keimblättern. Die Höcker erweitern sich — jeder um den halben Stammumfang herum — bis zur gegenseitigen Berührung und liefern so den »Außenkranz«, der die Blattgruben unten begrenzt und oft auch Blütenstände trägt. Ähnliche Bildungen innerhalb der Laubblätter bringen den »Innenkranz« hervor, die obere Grenze der Blattgruben, in dessen Zuwachszenen normal die Blütenstände angelegt werden. Diese Teile wachsen später stark weiter, während die Keimblattknospen zurückbleiben. Unterhalb der auf so verwickelte Weise gebildeten Krone befindet sich der »Stock«, d. h. das gealterte Hypokotyl, das sich schon am Keimling durch stärkeres Dickenwachstum abhob (Fig. 232). Die Wurzel wirft bald ihre primäre Haube ab, deren Funktion von dem Rindenparenchym übernommen wird. Dann bildet sie eine Endodermis aus, die die Rinde vom Zentralzylinder abschließt und der Vernichtung preisgibt. Alte Wurzeln sind von einem Periderm umgeben, dessen Kork vom Perikambium geliefert wird.

Die Blütenstände bilden sich in den Blattgruben, indem Gewebeteile sich um einen kleinen Sproßkegel herum ringförmig einsenken und ihn überwölben, so daß dieser, ohne durch das wachsende Blatt in der Grube beschädigt zu werden, schon das erste Hochblattpaar ausgliedern kann. Da die untere, dem Grunde der Blattgrube zugekehrte Seite der Einsenkung weniger tief ist als die obere, erhält der Kegel von vornherein eine kleine Neigung aufwärts. Nachdem er über den Rand der Blattgrube hinausgeschoben worden ist, beginnt er ein starkes Streckungswachstum unterhalb des ersten Hochblattpaars, das jetzt sich auszugliedern beginnt. Weiterhin entwickeln sich dann die bereits geschilderten Teilblütenstände, und so gelangen wir zu der Blüte zurück, mit der wir den Entwicklungskreis begonnen hatten.

**Bestäubung.** Über die Bestäubung von *Welwitschia* besteht noch keine sichere Kenntnis. Eine Hemiptere, *Odontopus sexpunctatus* Lep., wird zur Blütezeit regelmäßig auf den Blütenkolben vorgefunden, und zwar am Hinterleib und an den Beinen mit Pollen beladen. Aber dies Insekt ist nicht an *Welwitschia* angepaßt — es hat ein viel größeres Verbreitungsgebiet — und ist auch nicht der einzige Besucher. Beobachtungen über Anlockung und Übertragung sind nicht gemacht worden; nur einige hierbei zweckmäßige Eigentümlichkeiten der Blüten werden hervorgehoben. Z. B. liefern die stärkereichen Zellen der Nucellusspitze, wie erwähnt, in beiden Geschlechtern eine Zuckerlösung. In der ♀ Blüte steigt sie im Mikropyrohr empor und wird von 9 Uhr morgens bis nach 3 Uhr nachmittags als Tröpfchen oben darauf sichtbar. Darin bleiben Pollenkörner hängen; vielleicht werden aber sogar deren Überträger durch den süßen Saft herbeigelockt. In den ♂ Blüten ist die Erhaltung des zuckerausscheidenden weiblichen Anteils überhaupt nur als Lockmittel denkbar, zumal eine nur hier vorkommende Schale die Flüssigkeit breit darbietet. Sie füllt den Platz zwischen den Mikrosporangien so gut aus, daß ein Insekt diese berühren muß, wenn es jene erreichen will. Vielleicht spielt auch die Farbe eine Rolle im Dienst der Bestäubung. Die an unreifen ♀ Zapfen grünen Deckblätter färben sich beim Erscheinen der Mikropyrlöhren rot und scheinen nach der Befruchtung zu vergilben.

**Geographische Verbreitung.** So abgesondert *Welwitschia* verwandtschaftlich steht, so beschränkt ist auch ihre Verbreitung. Sie gedeiht nur in der Küstenwüste Westafrikas, wo die regelmäßigen, starken Nebel nicht die beispiellos trockene Luft des inneren Hochlandes zur Geltung kommen lassen. Dementsprechend macht sie Halt an der Abbruchsstufe dieses Hochlandes, durchschnittlich 100 km von der Küste entfernt. In ihrer Wasserversorgung gehört die Pflanze jedoch, wie schon die Pfahlwurzel beweist, ausgesprochen zur Grundwasservegetation; sie lebt daher vielfach in den Trockentälern der Flüsse. Vom Regen ist sie insofern abhängig, als sie bei zu geringen Niederschlägen, wie 1909 bei Welwitsch, schlecht Samen ansetzt; bei zu langen Regen werden die Zapfen anfällig für Pilze, und die vegetativen Organe erfahren bisweilen Mißbildungen durch Austreiben des normal unterdrückten Sproßscheitels; beides wurde in Angola beobachtet. Entsprechend diesen ökologischen Eigenschaften stellt das nördliche Deutsch-Südwestafrika mit der Hauptregenmenge im Dezember oder Januar, d. h. beim Blütentreiben, das eigentliche Verbreitungsgebiet unserer Art dar. Sie reicht im Norden bis zum Rio Bero im Hochland von Mossamedes; nördlich hiervon hat sich unter dem Einfluß ergiebigerer Regenzeiten schon eine Parklandschaft ausgebildet, in der *Welwitschia* kaum zum Wettbewerb fähig sein dürfte. Im Süden aber, im Großnamaland, macht sich schon das Klima

des Kaplandes bemerkbar: die Hauptregenmenge fällt im Mai, und die Monate vor und in der Blütezeit sind die regenärmsten, z. T. regenlos, in Lüderitzbucht z. B. immer absolut regenärmer als die oben angeführten Dürremonate bei Welwitsch. Daher liegt die Südgrenze schon im mittleren Deutsch-Südwestafrika, bei Hopemine am Kuisib\*).

Innerhalb dieses klimatisch umrissenen Gebietes besitzt *Welwitschia* recht getrennte Standorte. Hierfür bietet die Verbreitungsweise ihrer Samen eine Erklärung. Vom Wind werden sie weithin verweht, vermögen aber nur nach ausgiebiger Benetzung zu keimen. Die besten Bedingungen hierfür bieten die Täler der Regenflüsse, weil in ihnen das Wasser am längsten erhalten bleibt. Zwischen solchen geeigneten Plätzen fehlt daher die Pflanze oft auf lange Strecken hin. Da die Niederschläge in der Küstenwüste strichweise und oft in unregelmäßigen Zeitabständen fallen, findet man an demselben Fleck immer Bestände gleichaltriger Exemplare, die derselben Regenperiode entstammen.

**Fossil** kennt man einen geflügelten Samen (oder Frucht?), *Carpolithes* Seward, aus dem Rhät (ohne Fundort), der auf Grund seiner äußeren Form später von Seward als vielleicht zu *Welwitschia* passend angesehen wurde; aber einen Fortschritt gewinnt man dadurch nicht.

**Verwandtschaftliche Beziehungen.** Über die verwandtschaftliche Stellung von *Welwitschia* sind viele Vermutungen geäußert worden; da jedoch fossile Pflanzen, die ihr zuverlässig ähnlich sind, fehlen, so besitzen diese Meinungen keine große Sicherheit. Nach der morphologischen Deutung der Innenhülle in der ♀ Blüte hat man die Pflanze entweder zu den Gymnospermen oder Angiospermen gestellt. Man hat in den verschiedensten entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Merkmalen Beziehungen zu anderen Familien gesucht; jedoch sind manche davon offenbar nur analoge, nicht homologe Bildungen, wie z. B. die Kappenzellen des Proembryos, die auf *Araucaria* deuten sollten, sich aber anders verhalten als diese. Die mesarchen, konzentrischen und umgekehrten Leitbündel und die Schleimgänge legen es dagegen nahe, an den Verwandtschaftskreis der *Cycadeen* zu denken; und man hat sich infolgedessen bemüht, auch in der Blütenregion Homologien mit primitiven Gymnospermen, namentlich mit Gattungen der *Bennettiales*, aufzufinden. Jedoch ist die Ähnlichkeit zwischen deren *Strobilus* und der Einzelblüte von *Welwitschia* sehr gering. Ganz unwahrscheinlich wirken Versuche, *Welwitschia* als primitiv unter die Angiospermen einzureihen. Sie erweist sich infolge mehrerer deutlicher Reduktionserscheinungen als abgeleitet. Wahrscheinlich besitzt sie ein hohes phylogenetisches Alter, da eben keine zu anderen Sippen überleitenden Formen uns erhalten geblieben sind. Gewisse morphologische Anklänge weisen aber doch diejenigen, hier ebenfalls als Familien bewerteten Sippen auf, die früher mit *Welwitschia* zusammen als *Gnetaceen* bezeichnet wurden, die Gattungen *Ephedra* und *Gnetum*, wie schon bei Kennzeichnung der *Gnetales* betont wurde.

**Verwendung.** Man sollte meinen, daß dieses Gewächs in seiner einsamen Heimat vor der Verwendung durch den Menschen sicher sei; allein die Pflanzenarmut dieses Gebietes veranlaßt die Eingeborenen in Angola, die Blätter abzuschlagen und getrocknet als Brennholz zu benutzen. Außerdem sollen die Holzkörper, zu zweien mit den Wurzeln gegeneinander gefügt, als Stühle verwendet werden.

## Gnetaceae

von

**Fr. Markgraf.**

Mit 8 Figuren.

*Gnetaceae* Lindl., Veg. Kingd. (1853) 232, s. str.

*Gnetaceae* — *Gnetoideae* Engl., Syllabus, 1. Aufl. (1892) 63.

**Wichtigste Literatur:** Allgemeine Werke: *Strasburger*, Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena 1872. — *Strasburger*, Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879. — Morphologie und Anatomie: *Bailey*, Some salient lines of specialisation in

\*) Die Angabe von Pearson im Geogr. Journ. 35 (1910) 481 (zitiert nach Schinz in Vierteljahrsschr. natf. Ges. Zürich 56 [1911] 66), daß Range die Pflanze noch weiter südlich festgestellt habe, trifft nach dessen schriftlicher Mitteilung an mich nicht zu.

tracheary pitting I. *Gymnospermae*, Ann. of Bot. XXXIX (1925) 593. — De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. — Bertrand, Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères. III. *Gnetum*, Ann. Sc. Nat. 5. Ser. Bot. XX (1874) 24. — Van Beusekom, On the influence of wound stimuli on the formation of adventitious buds on the leaves of *Gnetum gnemon*, Rec. Trav. Bot. Néerl. IV (1907) 149. — Bliss, The vessels in seed plants, Bot. Gaz. LXXI (1921) 315. — Boddle and Worsdell, On the comparative anatomy of the *Casuarineae*, with special reference to *Gnetaceae* and *Cupuliferae*, Ann. of Bot. VIII (1894) 231. — Coulter and Chamberlain, Morphology of Gymnosperms. Chicago 1910. — Mac Duffie, Vessels of the Gnetalean type in Angiosperms, Bot. Gaz. LXXI (1921) 438. — Duthie, Anatomy of *Gnetum africanum*, Ann. of Bot. XXVI (1912) 593. — Griffith, Remarks on *Gnetum*, Transact. Linn. Soc. London 1. Ser. Bot. XXII (1859) 299. — Hill and De Fraine, On the seedling structure of Gymnosperms IV. Ann. of Bot. XXIV (1910) 319. — Jeffrey, Anatomy of woody plants. Chicago 1917. S. 357—372. — Mahlett, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Laubblätter der Coniferen mit besonderer Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates, Bot. Zentralbl. XXIV (1885) 54 ff., Taf. 1, Fig. 19. — Porsch, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905. — La Rivière, Sur l'anatomie et l'épaississement des tiges du *Gnetum moluccense* Karst., Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXX (1916) 23. — Becker-La Rivière, Note additionnelle sur l'épaississement du *Gnetum*, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XXXIII (1923) 110. — Schenck, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen II. (Jena 1898) 249. — Sluyter, Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Baues einiger *Gnetum*-Arten. Diss. Kiel 1899. — Strasburger, Über den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen. (Jena 1891) 144. — Takeda, Development of the stoma in *Gnetum gnemon*, Ann. of Bot. XXVII (1913) 365. — Thompson, Independent evolution of vessels in *Gnetales* and Angiosperms, Bot. Gaz. LXV (1918) 83. — Thompson, Companion cells in bast of *Gnetum* and Angiosperms, Bot. Gaz. LXVIII (1919) 451. — Thompson, The relationships of the different types of angiospermic vessels, Ann. of Bot. XXXVII (1923) 183. — Thompson, A note on the wood of *Gnetum gnemon*, Ann. Bolus Herb. II (1916) 81. — Blütenverhältnisse: Beccari, Della organogenesi dei fiori feminei del *Gnetum gnemon* L., N. Giorn. Bot. Ital. IX (1877) 91. — Berridge, On some points of resemblance between Gnetalean and Bennettitean seeds, New Phytologist X (1911) 140. — Berridge, The structure of the female strobilus in *Gnetum gnemon*, Ann. of Bot. XXVI (1912) 987. — Eichler, Blütendiagramme, Band 1 (Leipzig 1875) 70. — De Haan, Contribution to the knowledge of the morphological value and the phylogeny of the ovule and its integuments, Rec. Trav. Bot. Néerl. XVII (1920) 284. — Lignier et Tison, L'ovule tritégumenté des *Gnetum* est probablement un axe d'inflorescence, Bull. Soc. Bot. Fr. LX (1913) 64. — Pearson, On the microsporangium and microspore of *Gnetum*, with some notes on the structure of the inflorescence, Ann. of Bot. XXVI (1912) 603. — Pearson, A note on the inflorescence and flower of *Gnetum*, Ann. Bolus Herb. I (1915) 152. — Pearson, On the morphology of the female flower of *Gnetum*, Proc. R. Soc. South Afr. (1916). — St. Clair Caporn, A note on the male inflorescence of a species of *Gnetum* from Singapore, Ann. Bolus Herb. II (1916) 15. — Thoday, The morphology of the ovule of *Gnetum africanum*, Brit. Assoc. Report 1910. — Thoday, The female inflorescence and ovules of *Gnetum africanum*, with notes on *Gnetum scandens*, Ann. of Bot. XXV (1911) 1101. — Thoday, Note on the inflorescence axis in *Gnetum*, Ann. of Bot. XXVI (1912) 621. — Thoday, Anatomy of the ovule and seed in *Gnetum gnemon*, with notes on *Gnetum funiculare*, Ann. of Bot. XXXV (1921) 37. — Thoday, Ripeing in *Gnetum*, South Afr. Journ. of Science XVII (1921) 189. — Worsdell, The vascular structure of the »flowers« of the *Gnetaceae*, Ann. of Bot. XV (1901) 766. Entwickelungsgeschichte: Bower, The germination and embryogeny of *Gnetum gnemon*, Quarterly Journ. Microscop. Science N. Ser. XXII (1882) 278. — Coulter, The embryo sac and embryo of *Gnetum gnemon*, Bot. Gaz. XLVI (1908) 43. — Fröschel, Zur Physiologie und Morphologie der Keimung einiger *Gnetum*-Arten, Österr. Bot. Zeitschr. LXI (1911) 209. — Haining, Development of embryo of *Gnetum*, Bot. Gaz. LXX (1920) 436. — Hannig, Über die Bedeutung der Periplasmoidien, Flora CII (1911) 344. — Hill, The germination of *Gnetum gnemon*, Journ. R. Hortic. Soc. London XXXIV (1908) 41. — Karsten, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger *Gnetum*-Arten, Bot. Zeitg. L (1892) 205, 222, 237. — Karsten, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gnetum*, Cohns Beitr. zur Biol. VI (1893) 337. — Lotsy, Contributions to the life history of the genus *Gnetum*, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XVI (1899) 46. — Lotsy, Parthenogenesis bei *Gnetum ula* Brongn., Flora XCII (1903) 397. — Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte III 1 (Jena 1911) 345. — Pearson, Notes on the morphology of certain structures concerned in reproduction in the genus *Gnetum*, Transact. Linn. Soc. London 2. Ser. Bot. VIII (1915) 311. — Pearson and Thompson, On some stages in the life history of *Gnetum*, Transact. South Afr. Philos. Soc. (1916). — Thompson, Preliminary note on the morphology of *Gnetum*, Amer. Journ. of Bot. II (1915) 161. — Thompson, The morphology and affinities of *Gnetum*, Amer. Journ. of Bot. III (1916) 135. Systematik und Pflanzengeographie: Baillon, Monographie des Gnétacées. Histoire des plantes XII (1892) 46. — Blume, De Gnetaceis. Rumphia IV (1848) 1. — R. Brown, Die geographische Verbreitung der Coniferen und Gnetaceen.

Petermanns Mitt. XVIII (1872) 41. — Hutchinson, Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants III. The genera of Gymnosperms. *Gnetaceae*. Kew Bull. (1924) 66. — Karsten, Untersuchungen über die Gattung *Gnetum*, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg XI (1893) 195. — Parlatore, Gnetaceae in De Candolles Prodromus XVI, 2 (1868) 347. — Ridley, Gnetaceae in Flora of the Malay Peninsula V (1925) 273. Nutzen: King, The mechanical properties of Philippine bast fiber ropes, Phil. Journ. Sc. XIV (1919) 561. — Fossils: Fontaine, Potomac Flora, U. S. Geolog. Surv. Monographs 15, 2 (1889) 281. — Berry, Maryland Geolog. Surv., Lower Cretaceous (Baltimore 1911) 500. — Renault, Cours de Botanique fossile IV (1885) 179. — Oliver and Salisbury, The fossil seeds of the Conostoma group, Ann. of Bot. XXV (1911) 34. — Reid, The Pliocene Floras of the Dutch-Prussian border, Mededeech. Rijksopsporing Delfstoffen Nr. 6 (Haag 1915) 55.

**Merkmale.** Lianen, seltener Bäume oder Sträucher mit gegenständigen, netzadrigen Lederblättern. Blüten diözisch, in Quirlen auf Scheinähren, die auch weiter verzweigt sein können. ♂ Blüten aus einer Hülle und einem Stiel bestehend, der zwei (bei *Gnetum gnemonoides* ein) Synangien trägt. ♀ Blüten aus drei Hüllen, deren innerste in ein Rohr ausgezogen ist, und einer Samenanlage bestehend. Reife Samen fleischig, mit Steinkern.

**Vegetationsorgane und Sproßverhältnisse.** Fast alle *Gnetum*-Arten sind Lianen. Sie erreichen Größen, die einer im tropischen Regenwald kampffähigen Pflanze durchaus angemessen sind. Eine auch in anderen Merkmalen abweichende Art, *G. gnemon*, wächst baumförmig, ebenso das nächst verwandte *G. costatum*, während *G. Brunonianum* aus demselben Formenkreis den Angaben nach regelmäßig ein Strauch ist.

Das Verzweigungssystem besteht aus scharf gegliederten Lang- und Kurztrieben, die aus den Achseln der kreuzgegenständigen Blätter einzeln oder, wenn Beiknospen auftreten, zu mehreren entspringen. Bei den windenden Arten tragen nur die Kurztriebe wohlentwickelte Blätter, die anderen entsprechend ihrer ökologischen Aufgabe nur Schuppenpaare.

Die Laubblätter besitzen ganz die Merkmale von Dikotylen-Blättern. Ihre Grundform ist elliptisch, die Beschaffenheit lederig, oberseits oft glänzend, und die Adern verlaufen vollkommen netzförmig. Dabei verlassen die Seitennerven 1. Ordnung den Mittelnerv entweder bogig und verschwinden vor dem Blattrand, oder sie entspringen geradlinig und vereinigen sich zu einem ausgeprägten Randnerv.

Bei *Gnetum gnemon* wurde in feuchter Luft im Botanischen Garten in Utrecht Bildung von Adventivsprossen an den Blattspitzen beobachtet. Sie gingen aus einem Meristem hervor, das sich infolge von Verletzung des Mesophylls durch das tropische Insekt *Aspidiotus dictyospermi* Morg. endogen bildete. Bewurzelung dieser Pflänzchen konnte jedoch nicht erreicht werden.

**Anatomie der Vegetationsorgane.** Wie die anderen Familien der Reihe sind auch die *Gnetum*-Arten durch den Besitz einiger anatomischer Eigentümlichkeiten gekennzeichnet: sie enthalten reichlich echte Gefäße im sekundären Holz, mehrkernige Schleimgänge und dickwandige Hakenzellen; Kristalle nur im Innern von Zellen. Im Leptom sind Geleitzellen vorhanden. Die Unterschiede gegen *Ephedra* und *Welwitschia* liegen hauptsächlich im Ausbildungsgrad dieser Bestandteile.

Das Laubblatt ähnelt wie schon äußerlich sehr dem der Dikotylen. Eine einzige Palissadenschicht unter der oberen Epidermis lagert über einem stark entwickelten Schwammparenchym. Diese lockeren Gewebe erhalten eine Festigung durch Hakenzellen, die sich besonders an der unteren Epidermis mit verlängerten Armen aneinander reihen. Der Blattrand wird geschützt durch einen geschlossenen Strang einfacher, oft an den Enden etwas gelappter Bastfasern. Die Mittelrippe erhält 4 bis 5 Leitbündel, deren Kambium während der langen Lebensdauer des zähen Blattes ein gewisses Dickenwachstum hervorruft. Sie werden von Schleimgängen begleitet. Die Epidermis besitzt in ihren stark verdickten, mit einer erheblichen Kutikula bekleideten Außenwänden verdünnnte Stellen rings an den gewellten Rändern jeder Zelle, gewissermaßen Außentüpfel, wie sie u. a. bei Lycopodiaceen gefunden werden. Sie wird von Spaltöffnungen unterbrochen, die auf der Blattunterseite unregelmäßig verteilt sitzen, während oben einige auf der Mittelrippe vorkommen. Die Schließzellen sind nicht eingesenkt und im Gegensatz zu den Coniferen nur in der Rückenwand verholzt. Sie entstehen durch parallele Teilungen innerhalb einer Epidermiszelle, deren Seitenabschnitte die Nebenzellen liefern. Ihre Form ist einfach, ohne innere Leisten (wie bei allen Gymnospermen).

Der Stamm ist mit einer ebensolchen Epidermis bekleidet wie die Blätter; die Spaltöffnungen sind an ihm bisweilen eingesenkt. Das Rindenparenchym wird durchsetzt von Schleimgängen, Hakenzellen und von langen, einfachen Bastfasern, die den technisch verwerteten Bast liefern. Ein Ring aus polyedrischen Sklerenchymzellen scheidet es in zwei entwicklungsgeschichtlich wichtige Zonen (s. u.). Das Periderm wird inselartig angelegt, erst in ganz alten Zweigen schließt es sich zu einem Ring. Das Mark besteht aus einfach getüpfelten Parenchymzellen, die am Rande des Leitbündelringes verholzen, und enthält in den Knoten Hakenzellen, Schleimgänge und Kalkoxalatkristalle. In den Internodien ist es ärmer daran und fehlt dort an alten Zweigen ganz.

Die Leitbündel enthalten Kambium, stehen jedoch nur in der Jugend durch einen Kambiumring miteinander in Verbindung; später durchsetzt den Markstrahl ein unregelmäßiges Meristem an Stelle des Interfaszikular-Kambiums, und Verzweigungen der

Stränge selbst halten die Verbindung zwischen ihnen aufrecht. Nach außen liefert das Kambium Reihen von Siebröhren, die lange Siebplatten auch in den Seitenwänden besitzen, abwechselnd mit Reihen von Geleitzellen, also ganz anders als bei Angiospermen, wo Siebröhre und Geleitzelle von einer Kambiumzelle aus gebildet werden. Die ältesten Teile des Leptoms erhalten verdickte Wände und werden mit Sklerenchymzellen durchsetzt; sie bilden den sogenannten »Hornbast«. Der Holzteil der Leitbündel zeigt verschiedene Entwicklungsstufen der Elemente des Gymnospermenholzes. Im Protoxylem überwiegen spiralförmig und leiterförmig verdickte Tracheiden über diejenigen, die außerdem Hoftüpfel besitzen. Im sekundären Holz sind Hoftüpfel herrschend, auch in den Gefäßen, deren Querwände sie in 1–2 Reihen durchbohren. Übergänge zu wirklichen Löchern kommen vor. Diese selbst verschmelzen oft und bilden schließlich eine einzige große Öffnung, die die Querwand so gut wie ganz beseitigt. Das ist die häufigste Gefäßform im Internodium, bei *G. gnemonoides* überhaupt die einzige; der Knoten bewahrt vielfach die primitiveren. Zwischen Gefäßen und Tracheiden finden sich Holzparenchymzellen, die nur von den cambialen Urhebern der Geleitzellen nach innen abgeschie-

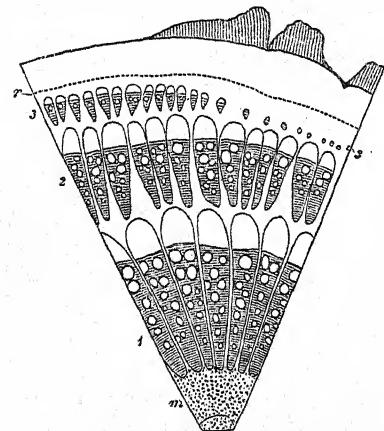


Fig. 233. *Gnetum scandens* Rorb. Stück eines Zweigquerschnitts. m Mark. 1, 2, 3 sukzessive Zuwachsringe, der 3. rechts eben im Begriff der Ausbildung, links schon stärker entwickelt. r Stein Sklerenchymring an der Innenseite der von rissigem Kork bedeckten Außenrinde. — Rinde, Markstrahlen und Zwischenzonen sind weiß gelassen, die Baststränge desgl., aber durch eine einfache Linie begrenzt; die zugehörigen Holzstränge quer schraffiert, mit Aussparung der Querschnitte der großen Tüpfelgefäß. (Nach De Bary.)

den werden. Auch als Libriformzellen bezeichnete Fasern kommen vor. Infolge von Wachstumsspannungen bilden sich überall im Holz bedeutende Interzellularräume. Die Markstrahlen können sehr verschieden hoch und breit sein; sie verschmelzen miteinander wie bei *Ephedra*. Ihre Zellen sind oft reich an Kristallen; die in der Region des primären Holzes sind verholzt, alle weiter außen gelegenen — auch in späteren Holzringen — dünnwandig.

Sehr bemerkenswert ist das sekundäre Dickenwachstum der kletternden Arten. *Gnetum gnemon* als Baum besitzt einen normalen, einheitlichen Holzkörper (bei den anderen aufrechten Arten sind diese Verhältnisse nicht bekannt); die Lianen dagegen bauen ihren Stamm aus mehreren konzentrischen Kreisen von vollständigen Leitbündeln auf (Fig. 233). Alle später hinzugekommenen haben ihren Ursprung in den Rindenparenchymzonen innerhalb der Sklerenchymscheide. Dort entstehen durch Teilung radiale Zellreihen, in denen örtlich begrenzte Meristeme angelegt werden. Von diesen ausgehend steigen regelrechte Leitbündel, die allmählich an Dicke zunehmen, empor. Sie treten miteinander und mit denen des nächstinneren Ringes in Verbindung, weichen den Strängen der Seitenzweige aus, geben zum Teil diesen einige ab, ergänzen sich über dem Knoten wieder durch Abzweigungen aus dem vorangehenden Ring und enden schließlich, meist nach zwei Internodien, in einem Seitenzweig (Fig. 234). Becker-La Rivière, die

diese Dinge genau untersucht hat, ist der Ansicht, daß die Anlage der Außenringe basipetal von den Seitenzweigen aus erfolgt. Durch den Dickenzuwachs wird der Sklerenchymring gesprengt und ergänzt sich aus den die Lücken füllenden Rindenparenchymzellen zu einem zuletzt mehrschichtigen Mantel.

**Blütenverhältnisse.** (Fig. 235). Die Blütenstände entspringen meist den Blattachsen, seltener sind sie endständig; der einzelne Achselprozeß wird oft von lateralen Beisprossen begleitet. Solche Blühstellen bleiben vielfach lange wuchsfähig, so daß echte Kauliflorie entsteht. Dabei bilden sich allmählich gegenständige Kissen aus Holz, die mit konzentrischen Ringen von Blütenstandsnarben besetzt sind und völlig der »Krone« von *Welwitschia* gleichen (S. 421); wie dort sind die äußersten die jüngsten.

Der einzelne Blütenstand trägt unter der fruchtbaren Ähre zwei gegenständige Schuppen, aus denen bei vielen Arten noch blütenträgende Tochtersprosse hervorgehen, unter Umständen mit abermaliger Verzweigung in derselben Weise.

Die Geschlechterverteilung ist diöisch, jedoch beobachtete ich einmal an *Gnetum gnemon* einen Seitenzweig einer ♀ Ähre, der über dem untersten, ♀ Blütenkranz mehrere ♂ trug. Eine ähnliche Bildung ist von Parlatores als *G. Griffithii* beschrieben worden.

Die Achse der Einzelähre ist — die ♂ der meisten Arten ganz dicht, die von *G. gnemon*, *Brunonianum* und *costatum* in sichtbaren Zwischenräumen — mit Ringen von Hochblatt natur besetzt, über denen die Blüten in einem Polster mehrzelliger Haare stehen. Bei den ♀ Pflanzen sitzt an diesen Stellen je ein Kreis von ♀ Blüten um die Achse herum, bei den ♂ eine große Zahl basipetal angelegter ♂ Blüten in spiraler Anordnung und darüber ein bis mehrere Kreise unfruchtbare ♀, die in der Regel bei den afrikanischen und amerikanischen Arten fehlen. Jede Ähre, auch die ♂, schließt oft mit einer verkümmerten ♀ Einzelblüte ab. Das Aufblühen geht von der Mitte nach oben und unten. Thompson beobachtete an asiatischen Arten, daß die Spiraltendenz sich auf die ganze »Ähre« ausdehnte, indem die Hochblattringe in ein Schraubenband aufgelöst wurden; diese Erscheinung war an ♂ Blütenständen häufig, an ♀ gelegentlich anzutreffen. Aus der basipetalen Anlage der Blüten läßt sich die Geschlechtstrennung so erklären, daß einmal das Meristem seine Tätigkeit nach Bildung des ♀ Kranzes einstellt (♀ Ähren), bei den ♂ aber die vorherige Bildung ♀ Blüten unerlässlich ist und diese nur unfruchtbare gehalten werden.

Die einzelne ♂ Blüte besteht aus einer nach oben verbreiterten, in zwei mediane Zipfel auslaufenden Hülle, die einen keulenförmigen Stiel umschließt. Auf dessen Kopf, der zur Blütezeit sehr schnell hervorgestreckt wird, sitzen in lateraler Anordnung zwei Synangien, die je mit einem Scheitelpilz aufspringen; *G. gnemonoides* besitzt nur eins.

An der ♀ Blüte lassen sich nur drei konzentrische Hüllen unterscheiden, deren innerste, in ein langes, feines Rohr ausgezogen, unmittelbar den Nucellus umschließt. Merkwürdig ist, daß bei den unfruchtbaren ♀ Blüten der ♂ Blütenstände die Mittelhülle bis auf kaum erkennbare Spuren fehlt, sich aber nachbildet, wenn diese Blüten ausnahmsweise doch reife Samen liefern.

Die morphologische Deutung der Blütenteile ist — teils infolge gezwungener Unterordnung unter eine Theorie, teils infolge zu schematischer Homologisierung der drei doch immerhin nicht nahe verwandten Gattungen der *Gnetales* — sehr umstritten. Eine kleine Zusammenstellung der Meinungen gibt Lotsy (1911, S. 349). Die weitestgehende Ansicht vertreten auch hier Lignier und Tison (1913). Sie schließen nämlich aus einer an einem abnormen ♀ Blütenstand von *G. scandens* entdeckten Knospe, die ohne Hochblattkragen den Zweig abschließend aus 4 Hüllen mit Haarkränen und einer Gruppe ♂ Blüten zwischen sich bestand, daß jede ♀ *Gnetum*-Blüte aus einem Nucellus mit Fruchtknoten und Hüllen von Hochblatt natur bestehe. Der Fund beweist indes nur, daß krankhaft 3 Hochblattkragen emporgewachsen waren und alle Hüllen der ♀ Blüte bis auf die innerste unterdrückt hatten.

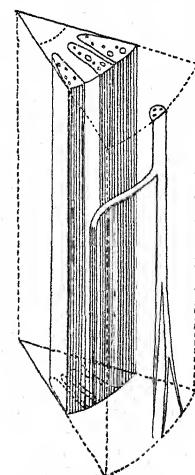


Fig. 234. Schema des Bündelverlaufs im Stamm von *Gnetum gnemonoides*. (Nach La Rivière.)

Versuchen wir die Erklärung der ♂ Blüte, so fällt die Übereinstimmung mit *Ephedra* sofort auf, und die Bezeichnung der Hülle als Perianth aus zwei medianen Blättern erfordert keinen Zwang. Über die Natur des Sporangienträgers lässt sich jedoch kein klares Bild gewinnen; denn die strenge Einfächrigkeit der Pollenbehälter gestattet nicht eine lückenlose Reduktion von der Synangiensäule bei *Ephedra*. — In der ♀ Blüte ist die Außenhülle nach Beccaris entwicklungsgeschichtlicher Darstellung (1877) ebenfalls median zweilappig, gestattet also die Parallelisierung mit dem ♂ Perianth; spätere Beobachter sprechen jedoch nur von einem gleichmäßigen Ringwall. Von den beiden anderen wird die Mittelhülle erst durch Spaltung eines ursprünglich einheitlichen Ringwalles gebildet, ist also — zumal bei ihrer Unbeständigkeit in den unfruchtbaren Blüten — als eine

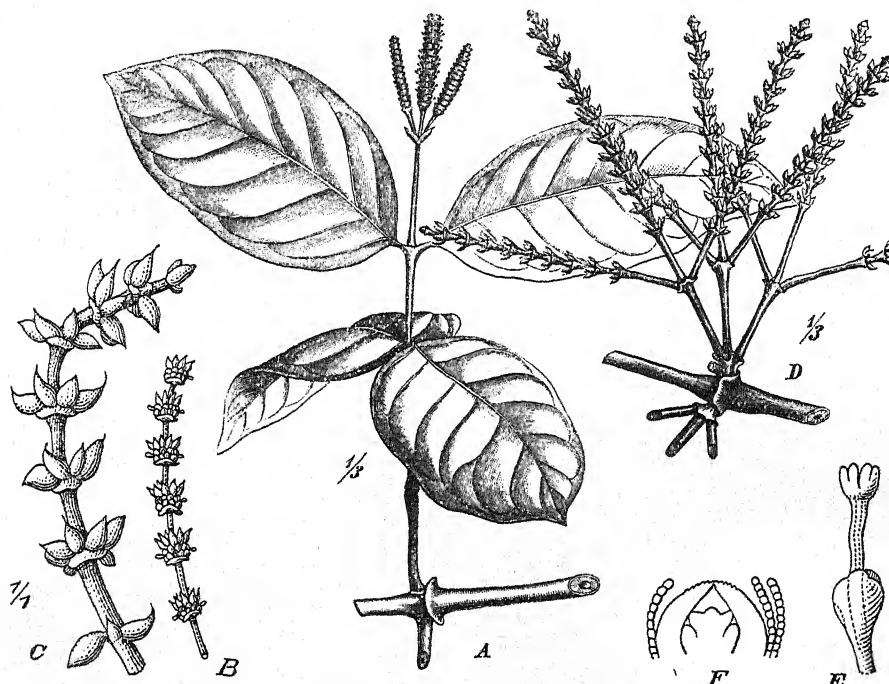


Fig. 235. A Zweig mit ♂ Blütenstand, D ♀ Blütenstand von *Gnetum latifolium* (nach Blume), B ♂ Blütenstand von *G. costatum*, C ♀ von *G. gnemon* (nach Karsten), F Längsschnitt einer ♀ Blütenanlage von *G. gnemon* (nach Karsten), E ♂ Blüte von *G. Brunonianum*, vergr. (nach Strasburger).

Neuerwerbung aufzufassen. Die Innenhülle umschließt unmittelbar den Nucellus und besitzt wie bei *Ephedra* und *Welwitschia* ein Rohr, das einen Bestäubungstropfen enthält: sie ist ein Integument; ebenso infolgedessen die Mittelhülle, die mit ihr aus der gleichen Anlage entsteht. Ihre Zusammengehörigkeit erhellt auch aus einer von Strasburger (1872) mitgeteilten Mißbildung, bei der sie samt dem Nucellus, aber ohne die Außenhülle auf einem Achsenstück emporgehoben waren. Eine sekundäre Erscheinung ist die Verwachsung von Außen- und Mittelhülle zu einem Mantel (mit zwei Leitbündelringen), wie sie den Arten *Gnetum scandens*, *gnemonoides*, *verrucosum* und *ovalifolium* eigen ist.

Von Interesse ist auch die Leitbündelversorgung der Blütenstände und Blüten (Fig. 236). Ein Kranz von 6, 8, 12, 20 oder noch mehr Bündeln steigt in dem Internodium aufwärts. In Höhe des Deckblattkragens gibt er wagerechte Äste an diesen ab, die in Transfusionsgewebe enden. In den ♂ Ähren verlässt ihn über den unfruchtbaren ♀ Blüten wiederum ein Satz von Bündeln (bei den afrikanischen Arten), der bald nach unten umbiegt und infolgedessen sein Hadrom nach außen kehrt. Dieser versorgt die Blüten — ganz entsprechend ihrer basipetalen Entstehungsfolge! — und mindet schließlich in die

Deckblattstränge ein. (Bei *G. scandens* ist dies die einzige Verbindung; die obere fehlt.) Trifft man also hier auf einem Querschnitt in Blütenhöhe zwei entgegengesetzt stehende Leitbündelringe, so durchschneidet man dagegen an der entsprechenden Stelle des ♀ Blütenstandes deren drei. Dort tritt nämlich noch ein Kranz normal gestellter Stränge hinzu, der aus den Deckblattsträngen hervorgeht und die Vorderseiten der Blüten versorgt; der umgekehrt orientierte, mittlere Kranz versorgt die Rück-(Ober-)seiten der Blüten und hat ursprünglich keine obere Verbindung mit dem durchlaufenden Ring, sondern nur eine untere mit den Deckblattsträngen.

Außerdem fallen in der Achse Markhöhlen in den Knoten auf, Schleimgänge — diese auch in den Deckblättern — und schließlich in den Holzteilen der Leitbündel *Ephedra*-ähnliche Gefäße (mit mehreren Löchern in der Querwand), die sich in den vegetativen Teilen nicht finden: eine Tatsache, die angesichts des konservativen Gepräges der Blütenregion im allgemeinen von Thompson als atavistisches Merkmal gedeutet wird.

In den ♂ Blüten spaltet sich das Leitbündel in senkrechter Ebene so, daß der vordere und der hintere Teil der Hülle je einen Strang erhalten; dann gabelt sich der fortlaufende Mittelstrang wagerecht, und von seinen Ästen endet je einer kurz unter einem Pollenbehälter.

In der ♀ Blüte ordnen sich die vorn und hinten eintretenden Bündel (s. o.) bald in einen Ring, der bis in die Spitze der Außenhülle hindurchläuft und alsbald einen zweiten und dritten abgibt, die entsprechend die Spitze der Mittelhülle und die Basis der Innenhülle erreichen. Am Grunde, wo die Trennung der Serien erfolgt, beobachtete Berridge (1912) bei *Gnetum gnemon* eine Häufung von Tracheiden; sie deutet diese als Spuren hypothetischer ♂ Blüten.

**Bestäubung und Embryologie.** Über die Bestäubung bestehen nur Vermutungen. Auffallend ist die Beobachtung, daß an den unfruchtbaren ♀ Blüten der ♂ Blütenstände Bestäubungstropfen ausgeschieden werden. Nach den entsprechenden Feststellungen bei *Ephedra* und *Welwitschia* legt dies die Deutung als Anpassung an Insektenbesuch nahe.

Die innere Entwicklung der Befruchtungsorgane ist an mehreren asiatischen und stückweise an den afrikanischen Arten untersucht worden. Leider haben die Bearbeiter nicht immer nachgeprüft, welche Arten sie studierten\*). Obgleich demnach auch heute noch unsere Kenntnis nicht lückenlos ist, so reicht sie doch hin, um ein Gesamtbild der Vorgänge zu liefern.

In den ♂ Blüten gliedert sich im Pollensack hypodermal ein Archespor aus, das sich bald in eine zwei Zellen breite Wandschicht (unmittelbar unter der Epidermis), eine einschichtige Tapete und die Sporenmutterzellen sondert. Bis auf die Epidermis werden alle Hüllschichten zum Aufbau der Mikrosporen verbraucht. Diese gehen — nicht alle gleichzeitig — aus den Sporenmutterzellen durch die Tetrade Teilung hervor, bei der erst nach dem zweiten Teilungsschritt Zellwände gebildet werden. Bis zur Reife macht das Pollenkorn noch zwei Teilungen durch, deren erste den Schlauchkern vom generativen, deren zweite von diesem einen vegetativen (»Stielkern«) scheidet. Alle sind mit Plasmahof, aber nicht mit Wand umgeben. All diese Erscheinungen laufen im Gegensatz zu den meisten Gymnospermen, in Übereinstimmung mit *Ephedra* und den sommerblütigen Angiospermen in wenigen Wochen ab.

\*) Für Karstens Angaben in seiner ersten Arbeit (1892) sind die in der zweiten (1898) eingeführten Namen maßgebend! — Thompson (1916) und der Vollender seiner Untersuchung, Haining (1920) haben z. T. überhaupt nur Nummern der Buitenzorger Gartenlisten genannt. Durch das Entgegenkommen des dortigen Direktors, Herrn Docters van Leeuwen, bin ich in der Lage gewesen, die noch vorhandenen Nummern zu bestimmen. Es sind: *G. moluccense* Karst. ined. = *G. gnemonoides* Brongn. (wie schon D. v. L. mitteilt); XV A 29 und XV A 30 aus Samen von »sp. 18« = *G. neglectum* Bl.; »sp. 59« steril; XV A 33 und XV A 34 = »sp. 33« = *G. leptostachyum* Bl.; »sp. Borneo« fehlt.

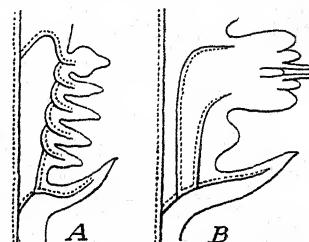


Fig. 236. Schema des Bündelverlaufs im Längsschnitt eines ♂ (A) und eines ♀ (B) Teilblütenstandes von *Gnetum*, Typus der afrikanischen Arten, nach Pearsons Beschreibung konstruiert.  
— Hadrom punktiert, Leptom ausgezogen.

Das ♀ Archespor tritt gleich mit mehreren hypodermalen Zellen auf den Plan. Diese gelangen durch Abgabe von Wandzellen mehr in die Tiefe und machen dort die Reduktionsteilung durch. Die unfruchtbare Schwesterzelle aus der Reduktionsteilung (die oben liegt) macht in der Regel die zweite Teilung nicht mit. Das Ergebnis sind 2 bis 3 haploide — in den wenigen bekannten Fällen 12-chromosomal — Embryosäcke, von denen aber nur einer das Ziel der Entwicklung erreicht. Dieselben Bildungen enthalten auch die rückgebildeten ♀ Blüten der ♂ Blütenstände, die bisweilen sogar zum reifen Samen auswachsen.

Der primäre Embryosackkern teilt sich nun, während der Embryosack mit der ganzen Samenanlage nach dem Eindringen von Pollenschläuchen in den Nucellus stark heranwächst, und liefert 256, bei *G. gnemonoides* und *G. leptostachyum* 512 freie Kerne in einem ± wandständigen Plasmashlauch des verkehrt flaschenförmigen Embryosackes.

Unterdessen sind Pollenkörper in der Flüssigkeit des Mikropylkanals auf den Nucellusscheitel gesunken und keimen dort. Die Mikropyle wächst alsbald darauf an der Spitze zu. Mit dem Schlauchkern voran dringt der Pollenschlauch in das Nucellusgewebe ein, während der Stielkern oben zurückbleibt und vergeht.

Sobald der Embryosack erreicht ist, ändern einige von dessen freien Kernen (nach Thompson) ihr Aussehen und umgeben sich mit einem begrenzten Plasmahof, das sind die Eikerne. An sich sind ja alle gleich verwendbar, und Karsten hat keine äußerlich erkennbaren Unterschiede festgestellt (Fig. 237 A, B).

Die Wand des Pollenschlauches, der sich gegen den Embryosack preßt, wird erst ziemlich spät aufgelöst, und sein Inhalt ergießt sich in diesen. Während der Schlauchkern allmählich eingeht, verschmelzen nach Thompson ein ♂ generativer Kern, nach Karsten und Lotsy beide je mit einem Eikern.

Währenddessen haben sich alle übrigen Embryosackkerne 2 bis 3mal gleichzeitig geteilt und bilden das Endosperm.

Von dieser Periode an weist *G. gnemon*, ein baumförmiger Vertreter der Gattung, Unterschiede gegenüber dem Verhalten der Lianen auf, die diese — hauptsächlich vertreten durch *G. leptostachyum* — als primitiver kennzeichnen. Die letzteren Art, deren Embryosack ganz mit Plasma und Kernen angefüllt ist, besitzt an dessen Grunde schon vor der Befruchtung Anfänge eines durch Spaltung entstehenden Endosperms. Daselbe berichtet Lotsy\*) für *G. ula* und *G. gnemon* und hält es gegen Coulter (1908) aufrecht (1911). Das »Pflastergewebe« (Fig. 237 C), das sich als drüsige Zellstränge unter dem Embryosack bei allen Arten findet und angeblich mit

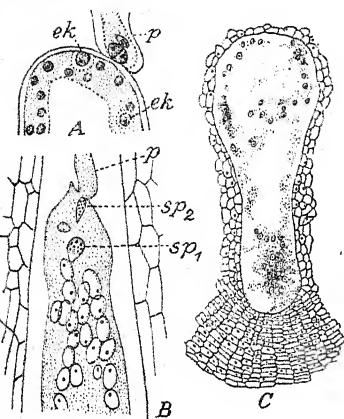


Fig. 237. A Befruchtung bei *Gnetum gnemon* (nach Thompson), B bei *G. gnemonoides* (nach Karsten), p Pollenschlauch, ek Eikern, sp Spermakerne. C Embryosack von *G. gnemon* mit dem „Pflastergewebe“ (nach Coulter).

begrenzten Plasmahof; das sind die Eikerne. An sich sind ja alle gleich verwendbar, und Karsten hat keine äußerlich erkennbaren Unterschiede festgestellt (Fig. 237 A, B).

Die Wand des Pollenschlauches, der sich gegen den Embryosack preßt, wird erst ziemlich spät aufgelöst, und sein Inhalt ergießt sich in diesen. Während der Schlauchkern allmählich eingeht, verschmelzen nach Thompson ein ♂ generativer Kern, nach Karsten und Lotsy beide je mit einem Eikern.

Währenddessen haben sich alle übrigen Embryosackkerne 2 bis 3mal gleichzeitig geteilt und bilden das Endosperm.

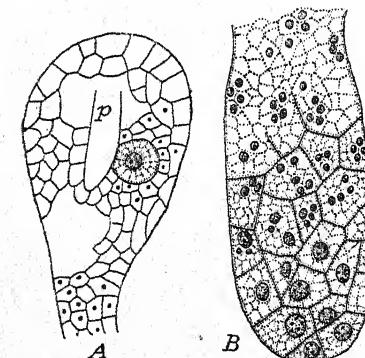


Fig. 238. A Oberer Teil des Embryosackes von *Gnetum leptostachyum*, B unterer dessen von *G. gnemon* nach der Befruchtung, mit Zellbildung und Kernverschmelzung (nach Thompson). p Pollenschlauch.

dessen Inhalt hin und wieder verwechselt worden ist, dient der Ernährung des heranwachsenden Samens; morphologisch ist es nach Hanning (1911) homolog der Tapete der Mikrosporangien, die schon bei den Abietineen eine Einschränkung von der vollständigen Umhüllung (Cycadeen) auf die Chalazagegend zeige.

Nunmehr umgibt die Eizelle von *G. leptostachyum* ein Netz aus mehrkernigen Zellen,

\*) Er deutet es daher als Prothallium.

die später durch Verschmelzung einkernig werden. Derselbe Vorgang spielt sich, von unten vorschreitend, im ganzen Embryosack ab, verbunden mit Zellteilungen (Fig. 238); schließlich ist dieser ganz durch Wände aufgeteilt, und sein halsartiger unterer Abschnitt wächst stark in die Breite (Fig. 239 A). Bei *G. gnemon* sind die Vorgänge entsprechend, aber der Embryosack enthält anfangs eine große Vakuole, und um die Eizelle herum liegen stets freie Kerne, die zuletzt vergehen, nie Zellen.

Aus der befruchteten Eizelle gehen mehrere primäre Suspensoren hervor, und zwar bei *G. funiculare* nach Haining ohne anfängliche Teilung, bei *G. leptostachyum* nach Thompson aus einem mehrzelligen, bei *G. gnemon* aus einem zweizelligen Proembryo. Die Suspensoren sind mehrkernig, durch Querwände geteilt und können sich verzweigen. Sie dringen bisweilen erst von der Seite her ins Endosperm vor, nachdem sie zwischen diesem und dem Nucellus entlang gewachsen sind. Bei *G. gnemon* und *G. funiculare* verfolgt jeder Schlauch seinen eigenen Weg (Fig. 239 B); *G. neglectum* und *G. ula* sind den Coniferen ähnlicher, indem sie alle zu einem Bündel vereinigt in die Tiefe schicken (Fig. 239 C). Am Ende jedes Suspensors befindet sich eine

Plasma-Ansammlung mit Kern, von dem die weitere Entwicklung ausgeht.

Sie verläuft bei den windenden Arten gleichmäßig in folgender Weise: Das Ende des Suspensors schneidet nach innen nach einer Kernteilung eine verkehrt birnförmige Zelle aus. Wenn dann

der Same abgefallen ist, schwollt es an und entlässt jene Zelle in eine Vorwölbung der Wand, in der sie durch mehrere Teilungen zu einem Zellhäufchen heranwächst (Fig. 239 D, E). Diese Vorgänge hat schon Karsten (1892) an *G. ula* beobachtet. Auch der Zellhaufen streckt sich jedoch wieder und wird zu einem bandförmigen sekundären Suspensor. An dessen Spitze erst baut sich der Embryo auf.

*G. gnemon* zeigt auch hierin Reduktionserscheinungen. Bower (1882) und Coulter (1908) haben übereinstimmend gefunden, daß das Ende des primären Suspensors durch Teilung seiner abgeschlossenen Spitzenzelle selbst zum Embryo auswächst, ohne daß sekundäre Suspensoren entstehen. Der Same fällt auch bei dieser Art ab, sobald die Suspensoren ihre Streckung beendet haben.

Die Bildung mehrerer primärer Suspensoren und ihre starke Verzweigungsfähigkeit bedingt, daß leicht Polyembryonie eintritt. Sie wurde auch mehrfach beobachtet, zum Teil auch ausgehend von kleinzelligen Interkalarzonen im sekundären Suspensor oder an dessen Ende. Das Endergebnis ist jedoch stets ein einziger wuchsfähiger Embryo.

Schließlich ist noch der merkwürdigen, als Parthenogenesis gedeuteten Schlauchbildung aus unbefruchteten Zellen des oberen Embryosackabschnittes zu gedenken, die Lotsy an *G. ula* gelegentlich einer epidemischen Nucellus-Erkrankung wahrnahm. —

**Samen.** Der reife Same ist bei verschiedenen Arten genau untersucht worden, weil er auffallende Ähnlichkeiten mit dem als *Bennettites Morieri* beschriebenen Fossil aufwies. Er ist umgeben von der fleischig gewordenen Außenhülle, die lebhaft, meist rot, gefärbt ist und nach Karsten wahrscheinlich Affen zum Verzehren und damit Verbreiten der Samen anlockt. Die Mittelhülle besteht aus einer stark verholzten Innenschicht, die nach

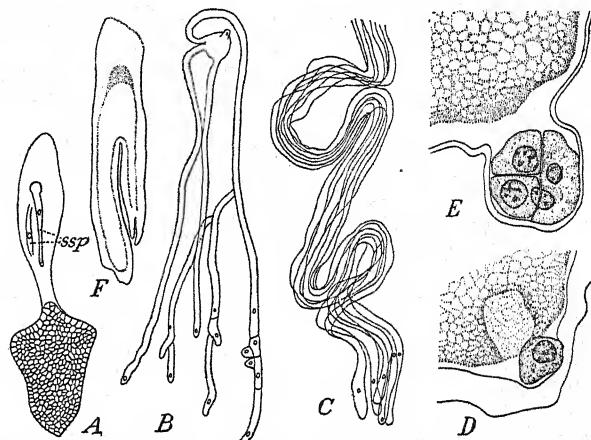


Fig. 239. A Embryosack von *Gnetum gnemon* mit dem herangewachsenen Endosperm (nach Thompson), *ssp* primäre Suspensoren. B Primäre Suspensoren von *G. funiculare* (nach Haining), C von *G. neglectum* (nach Haining). D Ausgliederung und E erste Teilungen der Urzelle des Embryos an der Spitze des primären Suspensors (nach Haining). D Unbestimmt, E *G. neglectum*. F Alterer Embryo von *G. funiculare* (nach Haining).

außen — hinter den Leitbündeln — einige ± deutliche Rippen entwickelt; um sie legt sich ein einzellreihiger Mantel aus radial stehenden »Palissaden«; zu äußerst lagert sich zwischen die Bündelstränge Parenchym. Die Innenhülle bleibt häutig und parenchymatisch; nur der untere Teil des Mikropylrohrs verholzt und steckt als Ppropfen in der Öffnung der Mittelhülle. Dabei bildet sich an der Stelle, wo das Rohr zugewachsen ist, auch nach außen eine Wucherung, die wie eine Muffe über den verdickten Rand der Mittelhülle greift. Der obere Teil des Mikropylrohrs steckt oft noch in der Öffnung der Außenhülle, die ihn durch nachträgliche Streckung über der »Muffe« abgerissen hat. Auch der Nucellusgipfel bildet eine holzige Kappe, die der Embryo mit Hilfe der verdickten Zellen des Endosperm scheitels bei der Keimung abhebt.

Bei mehreren Arten bleiben die Samen nicht sitzend, sondern erheben sich auf einem Stiel, der bis  $\frac{1}{3}$  ihrer eigenen Länge erreichen kann. Dessen Mark verholzt infolge der mechanischen Beanspruchung, und diese Holzsäule geht nach oben in die harte Innenschicht der Mittelhülle über.

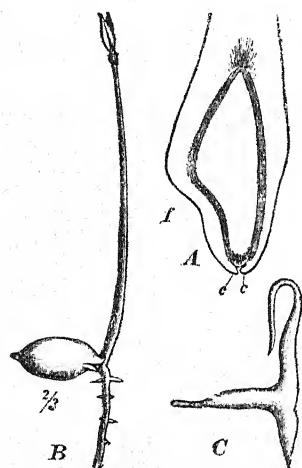


Fig. 240. Keimung von *Gnetum gnemon* (nach Bower). A Embryo mit erster Ausgliederung des Saugfußes, f Saugfuß, c Keimblätter. B Keimling mit dem Samen, die Keimblätter bei der Entfaltung. C Keimling, dessen Keimblätter schon aus dem Samen frei geworden sind; der Same entfernt.

der Seite des Saugfußes treten in diesem ein und stoßen oberhalb von ihm wieder zu den übrigen. Je höher man kommt, desto mehr Bündel gesellen sich dazu, bis schließlich in die Mittelrippen der Keimblätter je fünf eintreten.

Gegenüber dem Saugfuß werden einige Protoxylemstücke beim Wachstum mit emporgezogen. Sie entwickeln unter den Keimblättern eine Art »Transfusionsgewebe«. Oberhalb des Saugfußes beginnt das Mark zentripetal zu verholzen. Dort entsteht auch bald ein Kambiumring und ein epidermales Phellogen. Unterhalb des Saugfußes wird das Periderm endogen angelegt.

**Geographische Verbreitung.** Das größte zusammenhängende Wohngebiet besitzt die Gattung *Gnetum* im tropischen Asien, und zwar kommt die Mehrzahl der dortigen Arten in Westmalaysia in ziemlich gleichmäßiger Verteilung vor. Ostmalaysia hat nur wenige Arten voraus; nur drei erstrecken ihr Areal über beide Gebiete (*G. gnemon*, *gnemonoides*, *latifolium*). *G. scandens* ist am weitesten gegen subtropisches Land vorgeschoben: es geht am Himalaja und in West- und Südschau bis Fu-Tschau.

Von *G. gnemon* lassen sich die beiden afrikanischen Arten morphologisch herleiten, die durch eine große Lücke von den asiatischen getrennt, in den Regenwald-Bezirken an der Guinea-Bucht wohnen.

**Keimung** (Fig. 240). Der vollendete Same keimt unterirdisch. Er braucht dazu sehr lange Zeit: 8—12 Monate, selten 3. Zuerst legt der Embryo einen Ring an, der die Keimblätter ausgliedert. Nachdem der Procamembiumring gebildet ist, wölbt sich an der geotropisch unteren Seite — also ohne Lagebeziehung zu den Keimblättern! — am Hypokotyl ein Saugfuß hervor, in den die Leitungsbahnen eintreten. Dieser wächst bedeutend heran und drängt den ganzen Embryo mit der Radicula voran zur Mikropyle hinaus (Fig. 239 F). Die Wurzel biegt sich dann rasch abwärts, verzweigt sich und dringt nach anfänglichem Stocken als Pfahlwurzel in den Boden, während die Keimblätter aus der Samenschale durch Krümmung des Hypokotyls herausgezogen werden und sich — in ungleicher Größe — entfalten. So bei *G. gnemon* (nach Bower und Haining). Sie ergrünern nur im Licht. An *G. gnemonoides* beobachtete Hill in einem Falle, daß die Keimblätter schuppenartig blieben und außer dem schnell sich streckenden Hauptstängchen ein Achselzproß an einem von ihnen hervortrat.

Anatomisch ist an den Keimlingen der Leitbündelverlauf besonders beobachtet worden; er gleicht im wesentlichen dem der anderen *Gnetales*. Ein diarches Wurzelbündel teilt im Aufwärtsziehen seine Hadromflanken an je zwei Leptomstränge auf, die sich mit diesen so drehen, daß das Protoxylem nach innen zeigt. Die Stränge auf

Ihre beiden Typen werden fortgeführt durch die amerikanischen Arten, die ebenfalls ein ziemlich kleines Areal innehaben: die Regenwälder des Amazonenstroms und Guyanas.

**Paläobotanisches.** Die Kenntnis fossiler Gnetaceen ist äußerst zweifelhaft. Die Blätter der heutigen *Gnetum*-Arten sind ja so vollkommen dikotylenähnlich, daß man ihnen gleichende Abdrücke nie sicher als gymnosperm wird ansprechen können. Berry hat dies von den Blättern der *Rogersia longifolia* Font. aus den Potomac-Schichten von Patuxent vermutet, die Fontaine als Angiosperme, aber Fremdlinge in einer typischen Juraflora beschrieben hatte.

Die von Renaud entdeckten und als *Gnetopsis* beschriebenen paläozoischen Samen haben außer einem langen Mikropylanhang nichts *Gnetum* Ähnliches und sind von Oliver und Salisbury zu *Conostoma (Cycadoflices)* gestellt worden.

Aus dem Pliocän von Reuver an der deutsch-niederländischen Grenze teilen C. und E. M. Reid den Fund eines Achsenstückes mit, das mit Ringen von dreieckigen, zweireihig abwechselnden Narben zwischen schmalen gewellten Trichterkragen besetzt ist, also einem Teilblütenstand von *Gnetum* auffällig ähnelt. Sie stehen denn auch nicht an, es *Gnetum scandens* var. *robustum* zu benennen; *scandens* deshalb, weil diese Art gegenwärtig am weitesten in außertropisches Klima eindringt (nach Henry in Jünnan noch bei 1200 bis 1500 m Meereshöhe).

**Verwandtschaftliche Beziehungen.** Über die Verwandtschaft der Gattung *Gnetum* sind die verschiedensten Vermutungen geäußert worden. Vor allem suchte man immer wieder in dieser oder jener äußerlichen Einzelheit Anklänge an die Angiospermen, geriet aber dabei auf sehr verschiedene Sippen und konnte nie wirkliche Homologien erweisen, weil die Zwischenstufen fehlen. Ebenso erging es mit dem Anschluß an die Gymnospermen, für den bald die Coniferen, bald bestimmte Gruppen von diesen oder besonders häufig die *Bennettiales* herangezogen wurden. Es ist nur natürlich, daß eine so alte Gymnospermen-Familie allerlei Eigentümlichkeiten verschiedenster Vorläufer besitzt, die wir heute in getrennten Formenkreisen wahrnehmen, und daß sie darüber hinaus neue Besonderheiten ausgebildet hat, die zum Teil — entsprechend der allgemeinen Entwicklungsrichtung — denen der heutigen Angiospermen ähneln.

Sicher ist nur eine gewisse Übereinstimmung mit *Ephedra* und *Welwitschia*. Jener gegenüber darf man *Gnetum* im Gametophyten als abgeleitet bezeichnen; zu dieser ist gar keine überzeugende Stellung festzulegen.

**Nutzen.** Da viele *Gnetum*-Arten eine fleischige Außenhülle um den Samen besitzen, ist es erklärlich, daß sie den Eingeborenen zur Nahrung dienen, zumal die reifen Samen oft hochrot gefärbt sind, was nach Karsten ihre Verbreitung durch Affen fördern soll. Unangenehm sind aber die spitzen Hakenzellen, die das Samengewebe durchsetzen und so heftig jucken, daß eine Art davon den Namen *G. urens* erhalten hat. Junge Blätter und Sprosse werden als Gemüse gegessen. Die Hauptbedeutung fällt den Gnetaceen jedoch als Faserlieferanten zu. Die Eingeborenen verfertigen aus dem Bast Schnüre, die sie zu Taschen, Netzen, Angelschnüren, Lendenschurzen und dergl. verwenden. Selbst Jagdnetze zum Schweinefang, die doch eine große Festigkeit erfordern, stellen sie daraus her. Das hat seinen guten Grund. King (1919), der eine große Zahl philippinischer Faserpflanzen untersuchte, erkannte in den Schnüren aus einer *Gnetum*-Art — nach seiner Schilderung *G. gnemon* — die größte Trag- und Zerreißfestigkeit unter allen geprüften Arten.

#### Einteilung der Familie. Einzige Gattung:

*Gnetum* L. Mant. ed. 1 (1767) 18 († *Gnemon* Rumph. Herb. Amboin. 1 [1741] 181; *Thoa* Aubl. pl. Guy. 2 [1775] 874; *Abutua* Lour., Fl. Cochinch. [1790] 630; *Arthostema*, Necker, Elem. 2 [1791] 280). —

Über die Systematik dieser Gattung sind meist nur Einzelheiten bekannt, Beschreibungen neuer Arten, allenfalls eine vergleichende Zusammenstellung für ein begrenztes Gebiet. Die vielen Namen ohne sichere Beziehungen haben große Verwirrung geschaffen; diese wurde von Karsten (1893) in einer sehr sorgfältigen Durcharbeitung der asiatischen Arten gelichtet. Seine Einteilung, hauptsächlich auf die Blattnervatur gegründet, besitzt jedoch den Nachteil, daß sie Arten wie *G. gne-*

mon und *G. costatum*, die nach der Gesamtheit ihrer Merkmale zweifellos zusammengehören, weit voneinander trennt. Die Übersichten von Endlicher (Synopsis Coniferarum) und von Parlatore in De Candolles Prodromus verzichten auf eine feinere Einteilung. — Leider sind mir mehrere Arten nur aus der Beschreibung bekannt und viele Beschreibungen so unzulänglich, daß auch die folgende Aufzählung nur als Entwurf gelten kann; ich hoffe aber, daß sie natürliche Beziehungen ausdrückt. Artenzahl etwa 30.

### Übersicht der Sektionen.

I. *Gnemonomorphi* Mgf. ♂ Ähren mit sichtbarem Achsenstück zwischen den Blütenquirlen. Reife Samen samtig. Aufrechte Holzgewächse.

II. *Cylindrostachys* Mgf. ♂ Ähren ohne sichtbares Achsenstück zwischen den Blütenquirlen. Reife Samen glatt oder warzig, niemals samtig. Lianen des tropischen Asiens.

Sekt. I. *Gnemonomorphi*. A. Subsukt. 1. *Eugnemones* Mgf. ♀ Blüten in jedem Quirl bis zu 10; aufrechte Holzgewächse in Asien. — Aa. Unfruchtbare ♀ Blüten kurz gespitzt, reifer Same eben; Baum; im ganzen Monsungebiet. 1. *G. gnemon* L. (einschließlich *G. acutatum* Miq., *G. Griffithii* Parl., *G. vinosum* Elm.). — Ab. Unfruchtbare ♀ Blüten lang geschnäbelt, reifer Same eben; Strauch in Westmalesien. 2. *G. Brunonianum* Griff. — Ac. Unfruchtbare ♀ Blüten lang geschnäbelt, reifer Same mit Längsrippen, etwas gestielt und schief; Baum in Neuguinea. 3. *G. costatum* K. Sch.

B. Subsukt. 2. *Micrognemones* Mgf. ♀ Blüten in jedem Quirl 3—4, unfruchtbare ♀ Blüten fast stets fehlend, Blütenstände unverzweigt; zarte Lianen in Afrika. — Ba. Unfruchtbare ♀ Blüten manchmal vorhanden, ♀ Blüten in 10 Ringen zu 4, ♂ Ähren mit sehr getrennten Quirlen, nicht verdickt; Angola bis Kamerun. 4. *G. africanum* Welw. — Bb. Unfruchtbare ♀ Blüten stets fehlend, ♀ Blüten in 6—7 Ringen zu 3, ♂ Ähren mit genäherten Quirlen, unter jedem Quirl keulig verdickt; Kamerun. 5. *G. Buchholzianum* Engl.

C. Subsukt. 3. *Araeognemones* Mgf. ♀ Blüten in jedem Quirl 2—4, unfruchtbare ♀ Blüten meist fehlend, Blütenstände stark verzweigt, mit auffällig breiten, in der Jugend eingerollten Hochblattkragen; derbe Lianen; Amazonenstromgebiet. — Ca. ♂ Ähren mit stark getrennten Blütenquirlen, ohne Achsenverdickung. — Caa. Blätter derb lediglich, mit wenigen, groben, bogigen Seitenerven, unfruchtbare ♀ Blüten fehlend. 6. *G. amazonicum* Tul. — Cab. Blätter groß (bis 20 cm lang), mit schwachen Seitenerven, unfruchtbare ♀ Blüten vorhanden. 7. *G. nodiflorum* Brongn. (vielleicht hierzu *G. oblongifolium* Hub.). — Cay. Blätter fein netzig genervt, am Grunde meist lang verschmälert, Blütenstände auffallend dünn. 8. *G. venosum* Spruce (einschließlich *G. Schwackeanum* Taub. und vielleicht *G. microstachyum* Spruce). — Cb. ♂ Ähren mit genäherten Blütenquirlen, unter diesen keulig verdickt. — Cba. Blätter mit entfernten, bogigen Seitenerven, ♂ Blütenstände locker rispig, unfruchtbare ♀ Blüten fehlend. 9. *G. Leyboldii* Tul. (vielleicht hierzu *G. paraeense* Hub.). — Cbβ. Blätter mit entfernten, bogigen Seitenerven und feinem, undeutlichem Netz dazwischen, ♂ Blütenstände gedrungen rispig, unfruchtbare ♀ Blüten fehlend. 10. *G. paniculatum* Spruce. — Cbγ. Blätter mit deutlichem, feinem Nervennetz und geraden, vor dem Rande verbundenen Seitenerven, ♂ Blütenstände wenig verzweigt. 11. *G. urens* (Aubl.) Bl. — *G. nigrum* Carr. aus Cayenne ist nach sterilem Gartenmaterial beschrieben, also ganz unzureichend bekannt.

Sekt. II. *Cylindrostachys*. A. Subsukt. 1. *Anoikostachys* Mgf. ♂ Blüten zahlreich (die Parastichen etwa viergliedrig), im ganzen mindestens ebenso hoch wie der zugehörige Hochblattkragen. — Aa. Reifer Same sitzend, ♂ Blütenstände unverzweigt. — Aaa. Reifer Same klein (1 cm lang), spitz, glatt; Westmalesien. 12. *G. microcarpum* Bl. (vielleicht einschließlich *G. longispica* Ridl.). — Aaβ. Reifer Same mittelgroß (2—3 cm lang). — AaβI. Same stumpf, glatt; Halbinsel Malakka. 13. *G. penangense* Ridl. — AaβII. Same spitz, warzig; Westmalesien. 14. *G. edule* Bl. — Aay. Reifer Same groß (4—5 cm lang), warzig. — AayI. Seitenerven der Blätter einfach (nicht netzig). — AayII. ♀ Blütenstand verzweigt, Same keulig, etwas warzig; Molukken. 15. *G. ovalifolium* Karst. — AaγI. ♀ Blütenstand einfach, reifer Same stumpf, stark warzig, den Ansatz umwollend; Westmalesien. 16. *G. verrucosum* Karst. — AayII. Nervatur der Blätter fein netzig, reifer Same sehr groß (6 cm lang); Malakka. 17. *G. Wrayi* Gamble. — AayIII. Nervatur der Blätter fein netzig, reifer Same etwa 4 cm lang, Blütenstandsachse zur Reifezeit der Samen stark verdickt, Pollenbehälter nur 1; Westmalesien bis Neuguinea und Philippinen. 18. *G. gnemonoides* Brongn. (einschließlich *G. Karstenianum* Warb., *G. Kerstingii* Ltb., *Rumphianum* Becc. und wohl auch *G. macrocarpum* Becc.). — Ab. Reifer Same gestielt, ♂ Blütenstände verzweigt. — Aba. Blätter von länglich-elliptischer Grundform, ♂ Blütenstände mit verlängert-elliptischer Hauptachse, daher langrispig. — AbaI. Reifer Same ganz kurz gestielt, schmal, ♀ Blütenstand unverzweigt; Bergwald, besonders am Himalaja, von Vorderindien über Hinterindien bis Südostchina. 19. *G. scandens* Roxb. — *G. Cavalieri* Lév. aus Kweitschau ist mir ganz unbekannt. — AbaII. Reifer Same deutlich gestielt, ♀ Blütenstand verzweigt. — AbaIII. Same spitz, Blätter am Grunde

abgerundet, Nervennetz undeutlich; Westmalesien. 20. *G. funiculare* Bl.\*). — **AbaII2.** Same spitz, Blätter am Grunde verschmäler, Netzneratur stark; Westmalesien bis zu den Nikobaren. 21. *G. utsa* Brongn. (einschließlich *G. macropodum* Kurz). — **AbaII3.** Same stumpf, Blätter groß (20 cm lang); Malakka. 22. *G. Kingianum* Gamble. — **Abβ.** Blätter breit-elliptisch, oft fast kreisrund, Blütenstände mit verkürzter Hauptachse, daher büschelig, reifer Same stumpf. — **AbβI.** Reifer Same mindestens doppelt so lang wie sein Stiel; ganz Malesien bis zu den Philippinen und Neuguinea. 23. *G. latifolium* Bl. (einschließlich *G. laxifrutescens* Elm.)\*). — **AbβII.** Reifer Same nur etwa ebenso lang wie sein Stiel; Philippinen. 24. *G. arboreum* Foxw. —

**B.** Subsekt. 2. *Kleistostachys* Mgf. ♂ Blüten wenige (die Parastichen meist zweigliedrig), im ganzen wesentlich niedriger als der zugehörige Hochblattkragen, reifer Same sitzend. — **Ba.** ♂ Einzelähren mit mehr als 10 Hochblattkragen. — **Baa.** Blütenstände unverzweigt. — **BaaI.** Blätter am Grunde oft lang zugespitzt; Westmalesien. 25. *G. neglectum* Bl. (einschließlich *G. macrostachyum* Hook. und *G. apiculatum* Griff.). — **BaaII.** Blätter am Grunde abgerundet; Sumatra. 26. *G. cuspidatum* Bl. — Hierher vielleicht auch *G. tenuifolium* Ridl. von der Halbinsel Malakka. — **Baβ.** Blütenstände reich verzweigt, verlängert; Westmalesien. 27. *G. leptostachyum* Bl. — **Bb.** ♂ Einzelähren kurz und dick, aus weniger als 10 Hochblattkragen zusammengesetzt, Blütenstände schwach verzweigt; im Bergwald auf Neuguinea und den Philippinen. 28. *G. minus* Foxw.

\*) Merrills Einziehung dieser Art unter *Abutua indica* Lour. scheint mir nicht gesichert.



## Register zu Band XIII.

Enthält die angenommenen (durch ein vorgesetztes \*) kenntlich gemachten Namen der Familien und Gattungen, sowie die Synonyme der letzteren (ohne \*).

- \**Abies* (Tournef.) A. Dietrich 312
  - Abies* D. Don 321
  - Abietia* Kent 318
  - Abietites* 318
  - Abutua* Lour. 439
  - \**Acmopyle* Pilger 240
  - \**Actinostrobus* Miq. 377
  - \**Adianites* Goeppert 23
  - \**Aethoatesta* Brongn. 35
  - \**Agathis* Salisbury 266
  - \**Alcicornopterus* Kidston 38
  - \**Alethopterides* 27
  - \**Alethopteris* Sternberg 27
  - \**Altingia* Don 263
  - \**Amentotaxus* Pilger 270
  - Amyelon* 114
  - \**Androstrobus* Schimp. 83
  - \**Androvetta* Hollick et Jeffrey 249
  - \**Anomozamites* Schimp. 85
  - \**Antarcticoxylon* Seward 18
  - Antherangiopsis* 97
  - Antholithus* 44
  - \**Aphlebiocarpus* Stur 38
  - Apinus* Necker 331
  - \**Apterostrobus* Gothan et Nael 331
  - \**Araucaria* 263
  - \**Araucarioxaceae* 164, 249
  - Araucarioxylon* Kraus 113, 265, 406
  - Araucarites* Göpp. 113, 265, 406
  - Arberia* 31
  - \**Arceuthos* Antoine et Kotschy 396
  - Archaeoptitys* Scott und Jeffrey 120
  - \**Archaeopterides* 23
  - Arhostema* Necker 439
  - Arthrotaxis* Endl. 357
  - Arthrozamia* Reichenb. 78
  - Artisia* Sternberg 113, 118
  - Athrotaxidium* 357
  - \**Athrotaxis* D. Don 357
  - Athrotaxites* Ung. 357, 360
  - Aulacophyllum* Reg. 77
  - \**Austrotaxus* Compton 211
  - Autunia* F. Krass. 20, 83
  - \**Baiera* F. Braun 110
  - Bambusium* Heer 120
  - \**Beania* Carruth. 84, 110
  - \**Belemnopteris* Feistmantel 32
  - Belis* Salish. 258
  - \**Bennettitaceae* 87
  - Bennettites* Carruth. 95
  - \**Bernettia* Gothan 96
  - \**Bilignea* Kidston 22
  - Blechnoxylon* 31
  - Bolbopodium* Sap. 84
  - \**Bowenia* Hook. f. 75
  - \**Brachiphyllum* 405
  - Brownetera* L. C. Rich. 249
  - \**Bucklandia* Presl 84
  - Bulbopodium* Saporta 95
  - \**Caenoxylon* Zalessky 119
  - \**Calamopityaceae* 20
  - \**Calamopitys* 20
  - Calathiopsis* Goeppert 23, 38
  - \**Callipterides* 28
  - \**Callipteridium* E. Weiß 28
  - \**Callipteris* Brongn. 28
  - \**Callitris* Ventenat 378
  - \**Callitropsis* Compton 381
  - \**Callixylon* Zalessky 120
  - Calocedrus* Kurz 389
  - Calymmotheca* 11
  - Cardiocarpales* 36
  - \**Cardiocarpus* Brongn. 36, 117
  - Cardiopteridium* Nathorst 23
  - \**Cardiopteris* Schimper 28
  - Carpolithes* 31, 37
  - \**Carpolithus* L. 37, 84
  - Caryoptitys* Small 331
  - Catakidozamia* T. Hill 80
  - Caytonia* 98
  - \**Caytoniaceae* 98
  - Cedrostrobus* 330
  - \**Cedroxyylon* (Kraus) Gothan 406
  - \**Cedrus* (Trew) Link 329
  - Cembra* Opiz 331
  - \**Cephalotaxaceae* 164, 267
  - Cephalotaxites* 271
  - Cephalotaxopsis* 271
  - Cephalotaxospermum* 271
  - \**Cephalotaxus* Sieb. et Zucc. 268
  - \**Ceratostrobus* Velenovsky 360
  - \**Ceratozamia* Brongn. 76
  - Chaetocladus* Senilis 418
  - \**Chamaecyparis* Spach 393
  - Chamaepeuce* Zucc. 393
  - \**Cheirolepis* Schimp. 404
  - \**Cladoxylaceae* 19
  - \**Cladoxylon* 19
  - Clathraria* Stipes et Webb. 84, 95
  - Clathrophyllum* Heer 120
  - Clathropodium* Sap. 84
  - Clepsydropsis* Unger 19
  - \**Codonospermum* Brongn. 35
  - \**Codonotheca* Sellards 40
  - Colpospermum* Ren. 37
  - \**Colpoxyylon* Brongn. 18
  - Columbea* Salisb. 263
  - \**Colymbetes* Stipes 84
  - \**Compsotesta* Bertrand 36
  - Condylocarpus* Salisb. 349
  - Conites* 266
  - \**Conostoma* Williamson 34
  - Cordaianthus* Grand'Eury 115, 118
  - Cordaicarpus* Geinitz 36
  - Cordaioxylon* Schenk 113
  - Cordaiphloios* 114
  - Cordaispermum* Ren. 36
  - \**Cordaitaceae* 112, 118
  - Cordaiyylon* Grand'Eury 113
  - Cornucarpus* 26, 37
  - \**Coseleya* Kidston 41
  - Crossotheca* 11
  - Crossotolepis* Perroti 404
  - \**Cryptomeria* D. Don 355
  - Cryptomeriopsis* Stipes et Fuji 357
  - Cryptomerites* 357
  - Ctenidiopsis* Racib. 85
  - \**Ctenis* Lindl. et Hutt. 85
  - Ctenopsis* Berry 85
  - \**Ctenopteris* Brongn. 85
  - Ctenozamites* Nath. 85
  - \**Cunninghamia* R. Br. 358
  - Cunninghamiostrobus* 360
  - Cunninghamites* Sternberg 360

*Cupressinippata* Senilis 352  
 \**Cupressaceae* 165, 361  
 \**Cupressinoxylon* (Göpp.) Go-  
     than 407  
*Cupressites* 376, 393  
*Cupressstellata* Senilis 383  
*Cupressus* L. 391  
 \**Cycadaceae* 44  
*Cycadella* Ward. 95  
 \**Cycadeoidea* Buckland 95  
 \**Cycadeomyelon* Sap. 84  
*Cycadeospermum* Sap. 84  
 \**Cycadeostrobus* Carruth. 84  
 \**Cycadinoarpus* Ren. 36, 84,  
     117  
 \**Cycadites* Sternberg 87  
 \**Cycadocarpidium* Nathorst 84,  
     87  
 \**Cycadocephalus* Nathorst 96  
*Cycadolepis* Sap. 84  
 \**Cycadopteris* Zigno 43  
 \**Cycadospadix* Schimp. 83  
 \**Cycadoxylaceae* 19  
 \**Cycadoxylon* Renault 19  
*Cycas* L. 74  
 \**Cyclocarpion* Fiedler 36  
 \**Cyclopitys* Schmalhausen 405  
*Cyclopteris* Brongn. 29  
*Cylindropodium* 84, 95  
 \**Cyparissidium* Heer 403  
 \**Czekanowskia* Heer 110  
  
 \**Dacrydium* Soland. 239  
*Dadoxylon* Endl. 113, 118, 265,  
     406  
*Dammara* Lam. 266  
*Dammarites* 266  
*Dammarophyllum* 266  
 \**Daubreeia* Zeiller 30  
 \**Decagonocarpus* Ren. 37  
*Derbyella* 31  
 \**Desmiphysllum* Lesq. 120  
 \**Dichopteris* Zigno 43  
 \**Dicranophyllum* Grand'Eury  
     111  
 \**Diroidium* Gothan 42  
*Dictyopteris* Guttier 30  
*Dictyothalamus* Goeppert 41  
 \**Dictyozamites* Oldham 86  
*Dictyoxylon* 8, 12  
 \**Dioon* Lindl. 76  
 \**Dioonites* Miquel 86  
*Dion* 76  
 \**Diplopterotesta* Nathorst 37  
 \**Diplotesta* Brongn. 36, 117  
 \**Diplotmema* Stur 26  
*Dipsacozamia* Lehm. 76  
 \**Discostrobus* Krasser 83, 109,  
     110  
 \**Diselma* J. D. Hooker 384  
 \**Dolerophyllum* Saporta 40  
 \**Doliostrobus* Marion 266, 404  
*Dombeya* Lam. 263  
*Dory-Cordaites* 115  
*Codaioxylon* Schenk 113  
  
*Echinostipes* Pomel 95  
 \**Echinostrobus* Schimper 360  
 \**Elatides* Heer 265, 405  
 \**Elatocladus* Halle 265, 405  
 \**Encephalartos* Lehmann 78  
 \**Endoxylon* (Kidston) Scott 21  
 \**Entomolepis* Sap. 404  
*Eolirion* Schenk 120  
 \**Ephedra* L. 418  
 \**Ephedraceae* 409  
 \**Eretmophyllum* Thomas 111  
*Eremopteris* Schimper 26  
 \**Eriostesta* Brongn. 36  
*Eugeinitzia* Hollick et Jeffrey  
     360  
*Eutacta* Link 263  
*Eutassa* Salisbury 263  
  
*Feildenia* Heer 111  
*Feistmantelia* Zeiller 31  
*Fittonia* Carruth. 84, 95  
 \**Fitzroya* J. D. Hooker 383  
 \**Fokienia* A. Henry et H. H. Thomas 390  
*Frenela* Mirbel 378  
*Frenelopsis* Schenk 380  
  
 \**Gangamopteris* Mc. Coy. 32  
 \**Geinitzia* Endlicher 360  
*Gigantabies* Senilis 349  
*Gigantopteris* Schenk 32  
*Gingkyo* Mayr 109  
 \**Ginkgo* L. 109, 110  
 \**Ginkgoaceae* 98  
 \**Ginkgodium* Yokoyama 111  
*Ginkgoites* Seward 110  
*Ginkgopsis* 112  
 \**Glenopteris* Sellards 44  
 \**Glossopterides* 30  
 \**Glossopteris* 31  
 \**Glossozamites* Schimp. 86  
*Glottophyllum* 112  
*Glyptolepidium* Heer 404  
*Glyptolepis* Schimp. 404  
 \**Glyptostroboxylon* Conwentz  
     407  
 \**Glyptostrobus* Endl. 355  
*Gnemon* Rumph. 439  
 \**Gnetaceae* 429  
*Gnetopsis* Renault 34  
 \**Gnetum* L. 439  
 \**Gomphostrobus* Marion 404  
*Griphorhopia* 98  
 \**Guilelmites* H. B. Geinitz 37  
  
 \**Haitingeria* Krasser 83  
 \**Hapaloxyton* Renault 119  
*Hesperopeuce* Lemmon 320  
 \**Heterangium* 12  
 \**Hexagonocarpus* Ren. 37  
 \**Hexapterospermum* Brongn. 35  
*Heyderia* K. Koch 389  
*Hierogramma* 19  
*Holcospermum* Nathorst 37  
  
 \**Ixostrobus* Raciborski 110  
 \**Jeanpaulia* Unger 110  
*Jordania* Fiedler 37  
 \**Juniperoxylon* (Houbert)  
     Kräusel 402, 407  
 \**Juniperus* L. 396  
  
*Kaloxylon* 9  
*Kalymma* 21  
 \**Keteleeria* Carrière 318  
*Kiltorkensia* Johns. 111  
*Kramera* Velenovský 266  
*Kranneria* Velenovský 120  
  
 \**Lagenostoma* Williamson 10,  
     33  
 \**Lagenostomeae* 33  
*Laricopsis* Kent 325  
 \**Larix* Miller 326  
*Leichhardtia* Sheperd 379  
 \**Lepidanthium* Schimper 83  
 \**Lepidopteris* Schimper 44  
*Lepidothamnus* Phil. 239  
*Lepidozamia* Regel 80  
 \**Leptocaryon* Brongn. 36  
 \**Leptostrobus* Heer 404  
 \**Lesleya* Lesquereux 32  
 \**Libocedrus* Endl. 388  
*Linguifolium* Arber 32  
 \**Linopteris* Presl 30  
 \**Lomatopteris* Schimper 43  
 \**Lonchopteris* Brongn. 28  
 \**Lunzia* Krasser 83  
 \**Lyginodendraceae* 8  
 \**Lyginodendron* 8  
*Lyginopteris* H. Potonié 8  
*Lyginorhachis* 9  
  
 \**Macrobiota* Komarov 402  
*Macrotaeniopteris* Krass. 83, 85  
 \**Macrozamia* Miq. 80  
 \**Malacostesta* Will. 37  
*Mantellia* Brongn. 95  
 \**Mariopteris* Zeiller 25  
 \**Medullosa* 16  
 \**Medullosaceae* 14  
 \**Megalopterides* 32  
 \**Megalopteris* Dawson 32  
*Megalospermum* Arber 35, 37  
 \**Megaloxylaceae* 20  
 \**Megaloxylon* Seward 20  
*Mesembryoxylon* Seward 407  
 \**Mesopitys* Zalesky 119  
 \**Mesoxylon* Scott et Maslen 118  
 \**Mesoxylopsis* Scott 119  
 \**Metacordaites* Renault 119  
 \**Microcachrys* Hook. f. 238  
 \**Microcycas* A. DC. 82  
 \**Microlepidium* Velenovský 360  
*Micropeuce* Gord. 319  
*Microspermum* 37  
*Microzamia* 83  
 \**Mitrospermum* Arber 36, 117

Moreauia Pomel 405  
 \*Moriconia Debby et Ettingshausen 403  
 \*Musocarpus Brongn. 37  
 Myelopteris Ren. 16  
 Myeloxylon Brongn. 16  
 Nageia Gord. 240, 245  
 \*Nageiopsis Fontaine 248  
 Nephropsis 112  
 \*Neuropterides 29  
 \*Neuropteris Brongn. 30  
 Neurospermum P. Bertrand 36, 37  
 \*Nilssonia Brongn. 97  
 \*Nilssoniaeae 97  
 \*Noeggerathia Sternberg 39  
 \*Noeggerathiopsis Feistmantel 119  
 Nummulospermum 31  
 Octoclinis F. Muell. 379  
 \*Odontopterides 29  
 Odontopteris Brongn. 29  
 \*Otozamites Fr. Braun 86  
 Ottocaria Zeiller 31  
 \*Paarpitys Zalessky 119  
 \*Palaeoichissella H. Pot. und Gothan 28  
 Pachylepis Brongn. 382  
 Pachyphyllum Saporta 405  
 Pachypterus Brongn. 42  
 \*Pachytesta Brongn. 35  
 \*Pagiophyllum Heer 265, 405  
 \*Palaeocladus Ettingsh. 249  
 \*Palaeocyparis Saporta 403  
 Palaeophyllales Arber 109  
 \*Palaeovittaria 32  
 Palaeoxyris Brongn. 83  
 Palaeozamia Endl. 86  
 Palma Filix Adans. 77  
 \*Palmatopteris H. Potonié 26  
 Palmifolium (Trew) O. Ktze. 77  
 \*Palyssia Endl. 408  
 Parolinia Endl. 382  
 \*Pecopterides 26  
 Pelourdea Seward 120  
 \*Pherosphaera Archer 238  
 \*Phoenicopsis Heer 111  
 \*Phyllododera Zalessky 118  
 \*Phyllocladopsis Fontaine 249  
 \*Phyllocladoxylon Gothan 249, 407  
 \*Phyllocladus Rich. 249  
 \*Phyllostrobus Saporta 403  
 Phyllotenia 120  
 Physematopitys Göpp. 110  
 \*Physostoma Williamson 34  
 \*Picea A. Dietrich 312, 321  
 \*Piceoxylon Gothan 406  
 \*Pinaceae 165, 271  
 Pinostrobus Stipes 310  
 \*Pinus L. 381  
 \*Pinuxylon Gothan 406  
 \*Piroconites Gothan 96  
 Pissadendron Endl. 120  
 Pituites Seward 310  
 Pitus Witham 120  
 \*Pityaceae 120  
 Pityanthus Nathorst 310  
 Pityites Seward 320  
 Pityocladius 310  
 Pityolepis Nath. 310  
 Pityospermum Nath. 310  
 Pityophyllum 310  
 Pityosporites 310  
 Pityostrobus Nath. 310  
 Pityoxylon Kraus 406  
 \*Pitys Witham 120  
 \*Plagiozamites Zeiller 87  
 Platycladus Spach 384  
 Platyepis Sap. 84, 95  
 \*Platyspermae 36  
 Platyspermum 37  
 Platyzamia Zucc. 76  
 \*Plinithothea Zeiller 41  
 \*Plutonia Velenovský 405  
 Poa-Cordaites 114  
 \*Podocarpaceae 164, 211  
 \*Podocarpoxylon Gothan 248, 407  
 \*Podocarpus L'Hérit. 240, 249  
 \*Podozamites Fr. Braun 86  
 Polyangium 13  
 \*Polylophospermum Brongn. 35  
 Polypodiopsis Carr. 245  
 \*Poroxylon Renault 119  
 Potoniéa Zeiller 29  
 \*Pramelreuthia Krasser 88  
 Protodammara 266  
 \*Protophyllocladius Berry 249  
 Protopinaceae Kräusel 407  
 \*Protopityaceae 22  
 \*Protopitys Goepert 22  
 Prumnopitys Phil. 242  
 \*Pseudoaraucaria Fliche 266  
 \*Pseudostenis Seward 85  
 \*Pseudocycas Nathorst 87  
 Pseudogeinitzia Holl. et Jeffr. 360  
 \*Pseudolarix Gordon 325  
 Pseudoptilophyllum 86  
 \*Pseudotsuga Carrière 318  
 \*Psygmophyllum Schimper 111  
 \*Pterispermoxylon Stipes 40  
 \*Pterispermotheca Carpentier 40  
 \*Pterophyllum Brongn. 85  
 Pterophyllum Nelson 109  
 Pterospermum 38  
 Ptilophyllum 86, 96  
 \*Ptilozamites Nathorst 85  
 \*Ptychotesta Brongn. 35  
 \*Ptychoxylon Renault 19  
 Pycnophyllum Brongn. 118  
 Quadrifaria Manetti 263  
 \*Radiospermae 33  
 Radiospermum 37  
 \*Raritania Hollick et Jeffrey 405  
 Ratopitys Nels. 359  
 Raumeria Göppert 95  
 Raxopitys Senilis 359  
 Retinispora Sieb. et Zucc. 393  
 Retinosporites Holden 405  
 \*Rhabdocarpus Berger 36  
 Rhabdospermum 36  
 Rhachiopteris 9  
 \*Rhetinangiaceae 20  
 \*Rhetinangium 20  
 \*Rhexoxylon Bancroft 18  
 \*Rhipidopsis Schmalhausen 111  
 \*Rhiptozamites Schmalhausen 118  
 Rhizo-Cordaites Grand'Eury 114  
 \*Rhodea Presl 26  
 \*Rhynchogonium Heer 37  
 Sabina Miller 399  
 Sagenopteris 98  
 Salisburia Smith 109  
 Salisbury Link 109  
 Samarospermum 37  
 \*Samaropsis Goepert 36, 117  
 \*Saportea Fontaine et White 111  
 \*Saxegothaea Lindl. 239  
 Saxe-Gothea Gay 239  
 Saxegothea Benth. 239  
 Saxegothopsis 239  
 Saxogothaea Dalla Torre et Harms 239  
 Schizolepidella Halle 404  
 \*Schizolepis Fr. Braun 404  
 Schizopodium Moriére 95  
 Schizospermum 37  
 Schubertia Mirbel 352  
 \*Schützia Geinitz 41, 111  
 \*Sciadopitys Sieb. et Zucc. 348  
 \*Scleropteris Saporta 43  
 \*Sequoia Endl. 349  
 \*Sewardia Zeiller 87, 112  
 Sparganum 21  
 Sphaeræda Lindl. et Hutt. 84  
 Sphaerostoma 14, 34  
 \*Sphenolepidium Heer 405  
 \*Sphenopterides 24  
 \*Sphenopteridium Schimper 23  
 \*Sphenopteris Brongn. 9, 13, 24  
 \*Sphenozaemites Brongn. 87  
 Stachycarpus Van Tieghem 242  
 Stachyoptysis 109, 110  
 \*Stachyotaxus Nathorst 240  
 \*Stangeria T. Moore 75  
 Steinhauera Presl 349  
 \*Steloxylaceae 19  
 \*Steloxylon Solms-Laubach 19  
 \*Stenomyelaceae 22  
 \*Stenomyelon Kidston 22  
 \*Stenopteris Saporta 43  
 Stenorachis Saporta 110  
 Stenorrhachis 84  
 Stenzelia Goepert 16

- \*Stephanospermum Brongn. 35
- Sternbergia Artis 113
- Strobilites 20
- Strobus Opiz 331
- \*Sutcliffia Scott 18
- \*Swedenborgia 404
- Syncardia 19
- \*Taeniopterides 30
- \*Taeniopteris Brongn. 30, 85
- \*Taiwania Hayata 357
- Taiwanites Hayata 357
- \*Taxaceae 164, 199
- Taxites Göpp. 406
- \*Taxodiaceae 165, 342
- \*Taxodium (Hartig) Gothan 407
- \*Taxodium Richard 352
- \*Taxospermum Brongn. 36
- \*Taxoxylon Kraus 406
- \*Taxus L. 208
- Telangium 11
- \*Tetraclinis Masters 380
- Thalamia Sprengel 249
- \*Thimfeldia Ettingshausen 42
- Thoa Aubl. 439
- Thuites 376
- Thuja L. 386
- Thujaecarpus Trautv. 397
- \*Thujopsis Sieb. et Zucc. 384
- \*Thuya 386
- Thuyopsis 384
- Thya 386
- Thyia 386
- Thyriopsis 384
- \*Thysanotesta Nathorst 37
- \*Titanophyllum Renault 120
- Todda-Pana Adams 74
- \*Torellia Heer 111
- \*Torreya Arnott 211
- \*Trichopitys Saporta 111
- \*Trigonocarpeae 35
- \*Trigonocarpus Brongn. 35
- \*Triphylopteris Schimper 23
- \*Tripterospermum Brongn. 35
- \*Tsuga Carrière 319
- Tumboaceae 419
- \*Ullmannia Göpp. 405
- Ulispermum Pomet 84
- Veitchia Lindl. 321
- Veratxus Senilis 208
- \*Vertebraria Royle 31
- \*Vesquia C. E. Bertrand 211
- \*Völkelia Solms-Laubach 19
- \*Voltzia Brongn. 404
- Voltziopsis 404
- \*Walchia Sternberg 403
- Washingtonia Winslow 349
- Wellingtonia Lindl. 349
- \*Weltrichia Fr. Braun 97
- \*Welwitschia Hook. 419
- \*Welwitschiaceae 419
- \*Westersheimia Krasser 96
- \*Whittleseya Newberry 112
- \*Widdringtonia Endl. 382
- \*Widdringtonites Endl. 376, 380, 405
- Wielandia Nathorst 96
- \*Wielandiella Nathorst 96
- \*Williamsonia Carruthers 95
- \*Williamsoniella Thomas 96
- Withamia Sew. 87
- Xenoxylon Gothan 407
- Yatesia Carruth. 84
- Yuccites Schimp. 120
- \*Zamia L. 77
- \*Zamiopsis Fontaine 43
- Zamostrobus Endl. 84
- \*Zamites Brongn. 86

## Verzeichnis der Nutzpflanzen und der Vulgärnamen.

- Aleppo-Kiefer 339
- Alerce 384
- Andys 396
- Arbol de la noche triste 355
- Arbor vitae 386
- Arve 332
- Australian Kauri 266
- Bara Momi 324
- Banks-Kiefer 338
- Balsam-Tanne 317
- Bergkiefer 387
- Big Tree 350
- Black Kauri Pine 266
- Black Pine 245
- Bordeaux Terpentin 311
- Bull Pine 341
- Bunya-Bunya 262
- Burgunderpech 311
- Caffer-bread 79
- California Nutmeg 211
- Cederboom 382
- Cède de Goa 393
- Celery Pine 249
- Celery-topped Pine 249
- Clanwilliam cypress 382
- Curi 265
- Cypresse 392
- Dakua Salu Salu 245
- Dammar 263
- Dammar-batu 263
- Deodar 330
- Devadara 330
- Digger Pine 341
- Dolores Palm 76
- Douglas-Fichte 319
- Douglasie 319
- Douglas-Tanne 319
- Dundathu Pine 266
- Edeltanne 315
- Eibe 208
- Fichte 321
- Fichtenharz 311
- Föhre 337
- Föhrenharz 311
- Foxtail Pine 336
- Genévrier 397
- Gin-ko 109
- Ginnan-no-ki 109
- Gloria Harz 311
- Goldlärche 326
- Gray Pine 338
- Hai-nezu 398
- Harz 311
- Hemlock Spruce 320
- Hemlockstanne 320
- Himalaya-Zeder 330
- Hin-ko 109
- Icho-no-ki 109
- Incense Cedar 389
- Inu-gava 270
- Inu Maki 248
- Iramomi 324
- Jack Pine 338
- Jersey Pine 339
- Kaffir-bread 79
- Kahikatea 245
- Kaja 211
- Kanada Balsam 310, 317
- Kauri-Fichte 262, 266
- Kauri Kopal 262
- Kiefer 337
- Kimerah 245
- Kiputri 245
- Kiu-ye-sung 326
- Kne-Sin 248
- Knieholz 337
- Kolophonium 311
- Kome Tsuga 320
- Kopal 262

Krummholz 338  
 Kuro Tsuga 320  
 Kuro-matsu 338  
 Kusamaki 248  
 Latsche 338  
 Lärche 328  
 Lärchenterpentin 311  
 Lebensbaum 386  
 Legföhre 337  
 Lleuque 245  
 Loblolly Pine 341  
 Longleaved Pine 339  
 Machandel 397  
 Maidenhair tree 109  
 Maki 248  
 Mammuth-Baum 350  
 Manila-Kopal 263  
 Manio 247  
 Manique 247  
 Maniu 239  
 Matai 237, 245  
 Miro 245  
 Momi 316  
 Moorkiefer 337  
 Moreton-Bay Pine 265  
 Muro 398  
 Muze 245  
 Myama-nezu 398  
 Mze 245  
 Nagi 245  
 Nezu 398  
 Nikkomomi 316  
 Norfolk-Tanne 265  
 Noyer du Japon 109  
 Omorika-Fichte 325  
 Outeniqua 247  
 Outeniqua yellow wood 237  
 Palo Colorado 352  
 Pech 311  
 Pechtanne 321  
 Peh-k'o 109  
 Pin colonnaire 265  
 Pinheiro 265  
 Pinhos 262  
 Pinie 339  
 Pin maritime 336  
 Pin noir 336  
 Pinones 262  
 Pitch Pine 339  
 Pumpkin Pine 334  
 Queensland Kauri 266  
 Red Cedar 402  
 Red Pine 337, 239  
 Red Spruce 323  
 Redwood 352  
 Regte geelhout 237  
 Resina Pini 311  
 Resina Sandaraca 381  
 Rimu 239  
 Rottanne 321  
 Sade-Baum 399  
 Sagamomi 316  
 Sandarakharz 379, 381  
 Schierlingstanne 320  
 Schimmelfichte 323  
 Schirmtanne 349  
 Schwarzföhre 338  
 Scrub-Pine 338, 339  
 Sen Baku 248  
 Senkerfichte 323  
 Seven-Baum 399  
 Slash Pine 339  
 Sotetsu 74  
 Southern Pine 339  
 Spruce Pine 320, 339  
 Stinkwacholder 399  
 Strandkiefer 339  
 Straßburger Terpentin 310, 31<sup>a</sup>  
 Sugar Pine 333  
 Sugi 356  
 Swamp Pine 339  
 Takemomi 316  
 Tanekaha 249  
 Tanne 315  
 Teer 311  
 Terpentin 310  
 Terpentinöl 311  
 Tio Tamal 76  
 Tränenypress 393  
 Toa-toa 249  
 Torano-Momi 324  
 True yellow wood 237  
 Turpentine Pine 379  
 Venezianisches Terpentin 311  
 Wacholder 397  
 Wasserharz 311  
 Weihrauchkiefer 341  
 Weißharz 311  
 Weißtanne 315  
 Western White Pine 334  
 Weymouths Kiefer 334  
 White Cedar 386  
 White Pine 334  
 White Spruce 323  
 Wurzelpech 311  
 Yellow Pine 339, 340  
 Yellow-wood 247  
 Zeder 329  
 Zirbe 332  
 Zirbelkiefer 332  
 Zucker-Kiefer 333